Mitt. Bot. München 13	p. 129-202	15. 12. 1977	ISSN 0006-8179

UNTERSUCHUNGEN VON NATÜRLICHEN BASTARDEN ZWISCHEN CENTAUREA CEPHALARIIFOLIA WILLKOMM UND CENTAUREA ORNATA WILLDENOW

von

CH. KUMMER

Vorwort

Dem Vorstand des Instituts für Systematische Botanik, Herrn Prof. Dr. H. MERXMÜLLER möchte ich meinen Dank aussprechen für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes am Institut, sowie für die Ermöglichung einer Exkursion nach Spanien.

Manch fachlichen Rat für die Abfassung dieser Arbeit verdanke ich Herrn Dr. K. P. BUTTLER und Frl. A. ROMMEL.

Frl. G. KÜHLHORN habe ich für die Anfertigung einer Anzahl Blütenpräparate zu danken, Frl. I. HAESLER für ihre bibliographischen Hinweise und die leihweise Überlassung ihres Farbtafel-Buches.

Mein ganz besonderer Dank gilt jedoch Herrn Prof. Dr. J. GRAU, der mir dieses Thema gestellt und während der Ausarbeitung stets tatkräftige Unterstützung gewährt hat. Besonders danke ich ihm auch für seine freundliche Begleitung auf der Spanien-Exkursion.

Diese Arbeit sei meinem verehrten Lehrer Adolf HAAS S. J. gewidmet, dem ich die Begeisterung für die Botanik verdanke.

Inhaltsverzeichnis

Einleitung 131
Material und Methode 132
Verbreitung der Elternarten und der Bastarde 134
Angaben zur Ökologie 136
Cytologischer Befund 137
Die diakritischen Merkmale 138
1) Blatt 138
2) Drüsenhaare ("Kugeldrüsen") 140
3) Hüllblätter 141
4) Hüllblattfarbe 143
Blütenmerkmale 143
5) Kronzipfel der Randblüten 143
6) Länge der Randblüten 144
7) Kronzipfel der Scheibenblüten 144
8) Asymmetrie der Scheibenblüten 144
9) Blütenfarbe 144
10) Antherenfarbe 146
11) Filamente 146
12) Griffel 148
Merkmale im Bereich der Achäne 150
13) Länge des Außenpappus 150
14) Zähne der Außenpappusborsten 150
15) Innenpappus 152
Wertung der Merkmale 153
Wertung der Farbmerkmale 157
1) Die Farbe der Hüllblattanhängsel 157
2) Die Blütenfarben 157
3) Die Antherenfarbe 160
4) Verzögerte Ausbildung der Blütenfarbe 161
Liste der gewerteten Merkmale 161
Hybridindex-Diagramm 163
Diskussion des Diagramms 164
Korrelation der Merkmale 172
Streuung der Merkmale 177
Abgrenzung von C. cephalariifolia WILLK. gegen C. scabiosa L. 178
1) Morphologische Unterschiede 179
2) Die Stellung der südfranzösischen und spanischen Formen von C. scabiosa 181

3) Chromosomenzahlen und Verbreitung 182
4) Scatter-Diagramm 188
Zusammenfassenden Diskussion 190
Literaturverzeichnis 192
Anhang 194

Einleitung

Bastarde zwischen C. cephalariifolia WILLK. und C. ornata WILLD. wurden erstmals von SENNEN und PAU als "C. joviniana" bzw. "C. Jovinienii" (1) beschrieben. Die genannten Autoren verstehen unter diesen Namen zwar Hybriden zwischen C. ornata und C. scabiosa L., was aber inhaltlich, wie sich zeigen wird, keinen Unterschied bedeutet.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich deshalb nicht mit der Tatsächlichkeit der Bastardierung, sondern mit ihrer Art und Weise. Es soll also nicht die hybridogene Entstehung einer zunächst unbekannten Population nachgewiesen werden, sondern es wird untersucht, in welcher Weise eine Population, die bekanntermaßen aus Bastarden besteht, dem Einfluß der Ausgangsarten unterliegt.

Das bedeutet ein dreifaches Arbeitsziel.

Erstens wird eine möglichst vollständige Aufstellung all der Merkmale angestrebt, in denen sich C. ornata und C. cephalariifolia unterscheiden.

Zweitens wird untersucht, in welcher Form sich diese Merkmale in den bestehenden Bastarden wiederfinden, d.h. es wird die Bandbreite der Bastardierung aufgezeigt.

Drittens wird die Frage gestellt, ob bei den Bastarden irgendwelche Zusammenhänge in der Merkmalsausbildung festzustellen sind, d.h. ob eine Korrelation von Merkmalen besteht.

---

(1) So in: Formas nuevas de plantas. Bolet. de la sociedad Aragon. de ciencias nat. VI, 27 (1907);

bzw. SENNEN (1911): Plantes d'Espagne: notes et diagnoses. Bulletin de geographie botanique, 21: 112.

(Beide Zitate nach einem Herbaretikett von HAYEK, Centaureae exsiccatae criticae, Fasc. II, 1912).

Außerdem wird, da dies der bereits erwähnte Namensunterschied nahelegt, der Versuch unternommen, C. cephalariifolia WILLK. von C. scabiosa L. abzugrenzen.

Material und Methode

Die Untersuchungen wurden zum größten Teil and Pflanzen durchgeführt, die auf einer Exkursion im August 1976 im Gebiet westlich von Teruel gesammelt wurden (gekennzeichnet mit "E" vor der Fundortsnummer). An Frischmaterial wurden die im Botanischen Garten München kultivierten Exemplare verwendet, die aus demselben Gebiet stammen (gekennzeichnet mit "B"). Zum Vergleich wurden auch die Belege des Münchner Staatsherbars hinzugezogen (Kennzeichen: "H"). Die Auswertung in den Diagrammen bezieht sich jedoch nahezu ausschließlich auf das bei Teruel gesammelte Material, um eine möglichst große Einheitlichkeit zu gewährleisten. Für die Merkmalsanalyse der Ausgangsarten wurde vor allem das Material des Staatsherbars München verwendet; für C. cephalariifolia auch die Belege des WILLKOMM- Herbars (Coimbra) berücksichtigt.

Die Untersuchung beschränkt sich auf eine rein morphologische Analyse der gesammelten natürlichen Bastarde. Kreuzungsexperimente wurden nicht durchgeführt.

Die Zeichnungen von vergrößerten Objekten wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates angefertigt; die Umrißzeichnungen der Blätter sind von Fotokopien übertragen.

Die Nummernbezeichnung bei den Farbangaben richtet sich nach "Methuen Handbook of Colour". Die Reihenfolge der Farbtafeln geht dort von Gelb über Orange, Rot, Violett und Blau nach Grün. Die Farbe wird durch die Tafelnummer ausgedrückt, der Farbton durch die Buchstaben A bis F, die Helligkeit durch die Ziffern 8 (farbig) bis 1 (je nach Farbton weiß oder Grauabstufung). So bedeutet z.B. 14 A 5 ein helles Karmin ohne Grauüberlagerung (etwa Nelkenrosa); bzw.: "Magenta" wäre 13 C 8.

Weitere Einzelheiten über Methoden und Material finden sich an den betreffenden Stellen im Text.

Abb. 1: Verbreitungskarte

Miranda
Soria
Cal.
Dar.
Alcañiz
Tortosa
Montserrat
Teruel
Hervas
Fundao
Tol.
Ocaña
C.Real
?
Alcudia
St.Elena
Jaen
Murcia
Gran.
Antequ.
Grazalema
C. ceph.
Bastard
C. ornata

Verbreitung der Elternarten und der Bastarde

Nach Flora Europaea (Vol. IV, 264 bzw. 267) sind sowohl C. ornata als auch C. cephalariifolia endemisch für die Iberische Halbinsel.

Aus unserer Verbreitungskarte, die nur das auf S. 5 erwähnte Material berücksichtigt, ist zu sehen, daß C. ornata in weiten Teilen von Zentral-, Ost- und Südspanien, sowie in der nördlichen Hälfte Portugals vorkommt. Dabei erweist sie sich als montane Art, die hauptsächlich an den Rändern der Gebirgszüge, meist in einer Höhe um 1000 m, zu finden ist.

Die beiden Fundorte bei Murcia bezeichnen das Areal der hexaploiden (2n = 60) Subspezies saxicola (LAG.) DOSTAL. Sie kommt nach FERNANDEZ-MORALES & GARDOU (S. 69) nur im äußersten Südwesten Spanien, etwa im Gebiet zwischen Alicante, Murcia und Cartagena vor. Da diese Unterart sowohl von der Verbreitung als auch von der Cytologie her für unser Thema nicht weiter in Betracht kommt, und auch morphologisch klar abzutrennen ist, wurde sie nicht in die Untersuchung einbezogen.

Das übrige Gebiet teilen sich di- und tetraploide Formen (2n = 20 bzw. 40). FERNANDEZ-MORALES & GARDOU ordnen die diploiden Formen der var. microcephala WILLK. zu. Da aber nicht alle kleinköpfigen ornata-Pflanzen, die in den Herbarbelegen als "microcephala" geführt werden, diploid sein müssen, sondern auch introgressive, d. h. von C. cephalariifolia beeinflußte Bastarde sein können (1), andererseits die Chromosomenzahlen in fast allen Fällen nicht feststellbar waren (2), wurde auf eine geographische Unterscheidung der beiden Chromosomen-Rassen verzichtet.

Exemplarische Zählungen der in unserem Exkursionsgebiet gesammelten Pflanzen zeigten jedoch, daß es sich hier um tetraploide Populationen handelt.

---

(1) So die Exemplare von Sierra de Valacloche (Teruel), Willkomm, 1893,
und Puerto Paniza (Zaragoza), Merxmüller & Wiedmann, 1962.

(2) Gezählt wurden: Ciudad Real: 2n = 20 und Ocaña: 2n = 40.

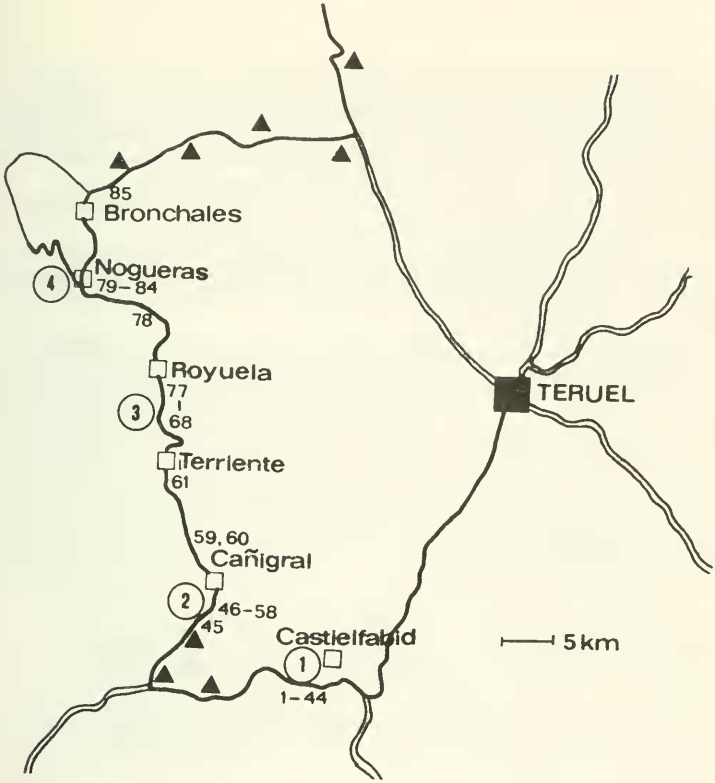


Abb. 2: Lage der vier untersuchten Bastardpopulationen westlich von Teruel.

Angegeben sind die für die Charakterisierung der Populationen 1-4 verwendeten Ortsnamen: Castielfabid (= Pop. 1), Cañigral (Pop. 2; sie ist am geschlossensten), Terriente (vorderer Teil von Pop. 3), Royuela (ziemlich zerstreuter, hinterer Teil von Pop. 3), Nogueras (Pop. 4).

Die Fundortnummern werden - im Text mit "E" versehen - zur Kennzeichnung der Pflanzen verwendet.

Schwarze Dreiecke: Strecken, auf denen ausschließlich C. cephalariifolia vorkommt.

Verglichen mit der weiten Verbreitung von C. ornata ist das Areal der C. cephalariifolia wesentlich beschränkter. Es wird in Flora Europaea mit "Ost-Spanien" angegeben. Dies deckt sich mit dem Großteil der Fundorte auf unserer Verbreitungskarte, die fast alle im Gebiet des Iberischen Randgebirges und der dazugehörigen Sierra de Cuenca liegen. Die Loci classici sind Daroca und - etwas südwestlich davon - Molina de Aragón.

Die noch östlich von Alcañiz liegenden Fundorte Tortosa und Montserrat sollen später bei der Abgrenzung der C. cephalariifolia von C. scabiosa besprochen werden.

Südlichster Verbreitungspunkt ist - ziemlich isoliert stehend - anscheinend Alcudia in der Sierra Morena. Doch ist diese Angabe (der Sammler W. Rauh nennt als Fundort: "Mittelspanien: Steppe von Alcuda") etwas unsicher, wenn auch durch die (allerdings unsicheren) Bastardvorkommen bei St. Elena und nördlich von Ciudad Real nicht ganz unwahrscheinlich.

Die Chromosomenzahl von C. cephalariifolia beträgt, wie aus Flora Europaea ersichtlich und durch eigene Zählungen bestätigt, durchwegs 2n = 40.

C. cephalariifolia kommt also hauptsächlich innerhalb des Verbreitungsgebietes von C. ornata vor. Alcañiz dürfte - den vorhandenen Belegen wie den eigenen Beobachtungen nach zu urteilen - allerdings bereits außerhalb der Arealgrenze von C. ornata liegen. Wo immer aber beide Arten aufeinandertreffen, bastardieren sie. Dies zeigt im Groben die Verbreitungskarte und wurde im Einzelnen an den in Abb. 2 eingetragenen Bastardpopulationen untersucht.

Angaben zur Ökologie

Flora Europaea gibt als Standort von C. cephalariifolia "cultivated ground" an, was sich mit WILLKOMMs "inter segetes" oder "in vineis" deckt. Wir selbst haben sie (die 4 Populationen liegen alle in einer Höhe von 1200 bis 1600 m) vor allem in Getreidefeldern und grasbewachsenen Straßengräben gefunden. Durch die Ausbildung von unterirdischen Ausläufern überstehen die Pflanzen die Bearbeitung der Felder recht gut. Diese Art schätzt also ein feuchteres Habitat als die sehr xerophile C. ornata, die auf sandigen, schottrigen oder felsigen Plätzen, ja sogar an Gipshängen (bei Ocaña) zu finden ist, und zwar in der Regel an sehr sonnenexponierten Stellen. Im hier besprochenen Gebiet besiedelt

C. ornata steiniger Wegränder und die stark der Hitze ausgesetzten Randstreifen der Teerstraßen. Damit ist sie oft nur meterweit vom Standort der anderen Art entfernt, so daß Bastardierung ungehindert möglich ist.

Cytologischer Befund

Wie bereits erwähnt, besitzt C. cephalariifolia 2n = 40 Chromosomen, und ebenso ist im Untersuchungsgebiet C. ornata tetraploid.

An kultivierten Bastarden wurden exemplarische Zählungen von Wurzelspitzenmitosen durchgeführt, immer mit dem Ergebnis 2n = 40. So ist die Verallgemeinerung zulässig, daß auch die Bastarde durchwegs tetraploid sind.

Die Bastarde erweisen sich als voll fertil. Das konnte durch die Aussaat der 1976 gesammelten reifen Achänen bestätigt werden. Da außerdem die Untersuchung der Pollenkörner mit der Lactophenol-Baumwoll-Methode stets nahezu vollständige oder doch wenigstens sehr hochprozentige Pollenfertilität ergab, ist anzunehmen, daß die Meiosen ungestört verlaufen. Zusätzliche

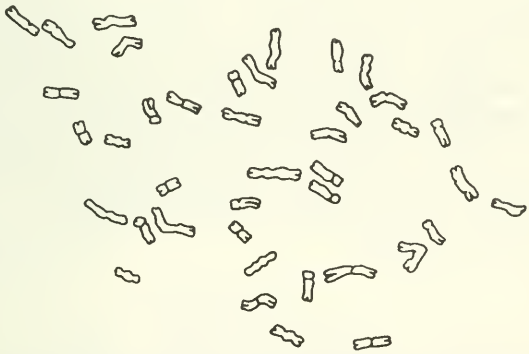


Abb. 3: C. cephalariifolia x ornata (Bastard gelbrot, kultiviertes Exemplar, Achänen 1975).

Mitosechromosomen aus einer Wurzelspitze.

(Vergr.: Ölimmersion 100:1, Ok. 20 x, Zeichenapparat).

Meioseuntersuchungen erwiesen sich damit als überflüssig und wurden nicht durchgeführt.

Die diakritischen Merkmale

Viele Bastarde von C. cephalariifolia x ornata fallen schon äußerlich durch Blütenfarbe und Hüllblattausbildung auf. Um jedoch das ganze Ausmaß der Hybridisierung zu erfassen, wird im Folgenden eine möglichst vollständige Aufstellung aller unterscheidenden Merkmale unternommen. Die Merkmale werden in Form und Meßwert-Indices quantifiziert. Die dafür verwendeten Abkürzungen bzw. Symbole sind jeweils in Klammern angegeben.

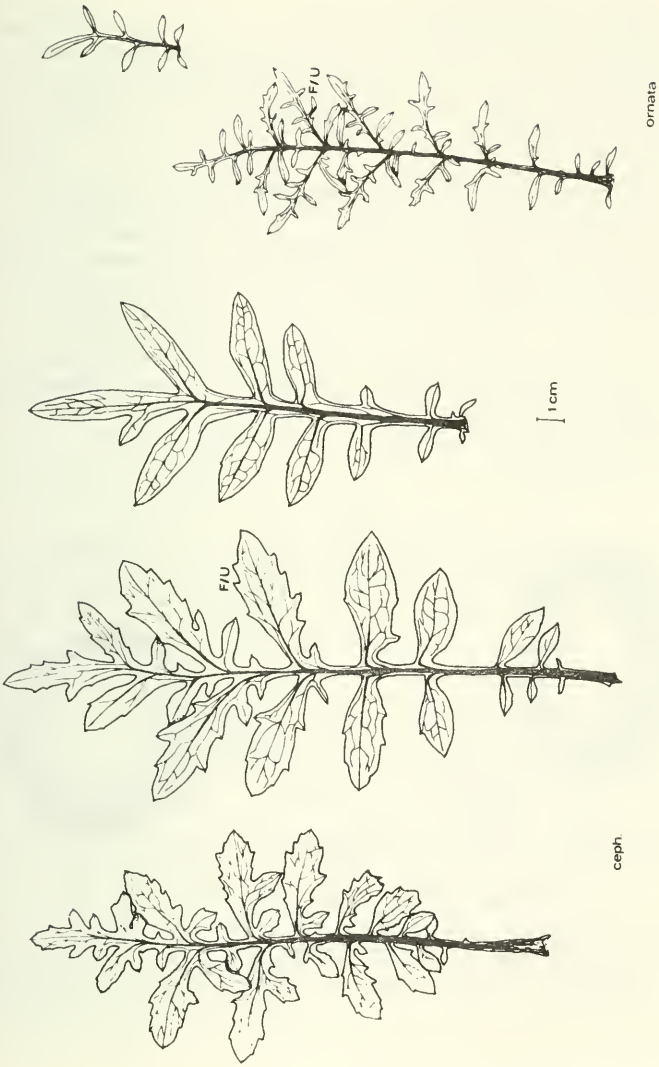
1) Blatt (B)

C. cephalariifolia besitzt einfach gefiederte Grund- und Stengelblätter; die einzelnen Fiederabschnitte sind länglich-oval und mehr oder weniger unregelmäßig gelappt bis gebuchtet. Charakteristisch ist eine ziemlich breite Fiederbasis sowie eine Verbreiterung der Rhachis bei den oberen Stengelblättern.

Demgegenüber weisen Grund- und untere Stengelblätter von C. ornata eine wesentlich geringere Spreitenentwicklung auf; sie erscheinen - bei guten Entwicklungsbedingungen - häufig zweifach gefiedert: die einzelnen Fiedern 1. Ordnung sind meist nochmals deutlich fiederteilig. Rhachis und Fiederbasis sind sehr schmal. Auch die oberen Stengelblätter sind kaum verbreitert, vielmehr häufig (bei trockenem Standort) zu einem ca. 1 cm langen, linealischen Blättchen reduziert.

Gemessen werden mittlere Seitenfiedern der unteren Stengelblätter, und zwar wird als Index der Quotient aus Fiederfläche und Fiederumfang (F/U) gebildet. Falls gut ausgebildete Blätter fehlen, wird die Form der oberen Stengelblätter zur Abschätzung herangezogen.

Abb. 4: Blattausbildung von C. ceph. (links) und C. ornata (rechts). Es sind dargestellt: Grundblatt, unteres Stengelblatt und Tragblatt einer mittleren Seiteninfloreszenz von C. ceph.; sowie unteres Stengelblatt und Tragblatt einer mittleren Seiteninfloreszenz von C. ornata.


F/U
ornata
F/U
1 cm
ceph

2) Drüsenhaare ("Kugeldrüsen") (O)

Die Blätter von C. ornata sind stets mit kugeligen Drüsenhaaren besetzt, die oberseits fast immer sehr dicht stehen (Abb. 5), aber häufig - wesentlich weniger dicht - auch auf der Unterseite zu finden sind. Vereinzelt sitzen sie auch auf dem Stengel.

Es handelt sich dabei um Haare, deren Basis von etwa drei sehr flachen Zellen gebildet wird. Darauf sitzt ein im reifen Zustand ca. 50-60 µm dickes kugeliges Gebilde, das im Jugendstadium mit Sekrettropfen gefüllt ist, die im Wasser-Frischpräparat dunkel erscheinen. (Ob es sich bei der Kugel um die eigentliche Sekretzelle oder nur deren cuticuläre Abhebung handelt, wurde nicht untersucht.) Die Stielzellen des Drüsenhaares beginnen nun sehr bald zu schrumpfen, so daß die reife "Kugeldrüse" nur auf einem zusammengeschrumpften Polster in der Epidermis sitzt. So ergibt sich das Bild der in grubigen Vertiefungen sitzenden, völlig hyalinen und unstrukturierten Kugeln.

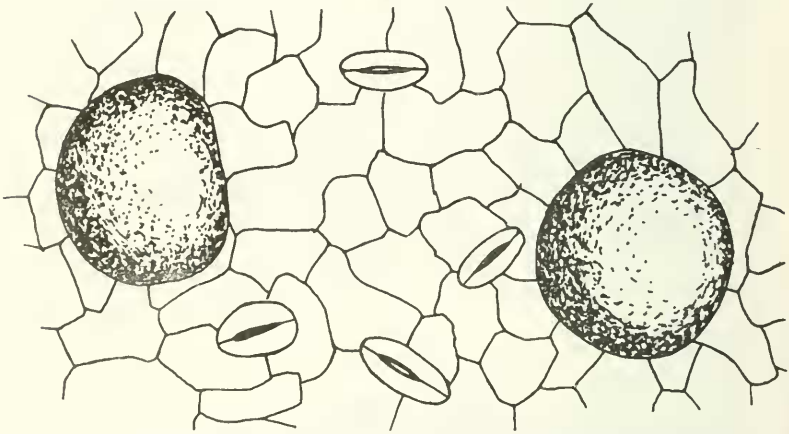


Abb. 5: Blattoberseite von C. ornata (kult. Exempl.)

C. cephalariifolia besitzt vielfach keine derartigen Drüsenhaare. Bei einer Reihe von untersuchten Exemplaren, darunter auch bei den WILLKOMMschen Syntypen, kommen sie hingegen vor, wenn auch bei weitem nicht so zahlreich wie bei C. ornata. Die zunächst naheliegende Vermutung, daß es sich dabei um einen ornata-Einfluß handeln könnte, wird durch die Tatsache zerstört, daß sich die gleichen Kugeldrüsen auch bei C. scabiosa finden, und zwar auch an Exemplaren aus ganz entfernten Gebieten wie Berlin-Lübars oder Solagna (Bassaneser Alpen).

Da sich die Dichte der Kugeldrüsen wegen der zu unregelmäßigen Verteilung auf den Blättern nur sehr schwer erfassen läßt, wird dieses Merkmal normalerweise nicht verwendet.

3) Hüllblätter der Köpfchen (Hb)

Die Hüllblattabfolge des Involucrums beginnt mit sehr kleinen äußeren Hüllblättern. Diese nehmen sehr rasch an Länge wie auch an Breite zu, bis dann nach innen hin bei weiterer Längenzunahme des Unterblatts die Breite wieder abnimmt, so daß die innersten Hüllblätter nur noch schmale, langgestreckte Brakteen mit einem kleinen, quadratischen oder rautenförmigen, ziemlich häutigen Anhängsel darstellen.

Zur Messung werden mittlere Hüllblätter verwendet, d.h. dasjenige Hüllblatt innerhalb der Blattfolge, das die größte Breite besitzt. Bei C. ornata ist das normalerweise auch dasjenige mit dem längsten Dorn an der Anhängselspitze. Wie Abb. 6 zeigt, sind die Unterschiede sehr deutlich. C. cephalariifolia besitzt ein relativ kurzes, dreieckiges, an den Seiten herablaufendes Anhängsel mit mehr oder weniger zahlreichen kurzen oder langen Fransen und einer nur sehr kurzen Spitze. Bei C. ornata läuft das Anhängsel dagegen in einen sehr langen, kräftigen Dorn aus, der meist etwas nach außen zurückgebogen ist und so dem ganzen Involucrum ein sehr stacheliges Aussehen verleiht.

Zur Charakterisierung wird die Gesamtlänge des Anhängsels (L_A) in Beziehung gesetzt zur Gesamtlänge des Unterblatts (L_U). Als Index wird der Quotient L_A/L_U gebildet.

Das Unterblatt der mittleren cephalariifolia-Hüllschuppen ist meist etwas langgestreckter als bei C. ornata. Jedoch ist dieser Unterschied nicht immer deutlich genug ausgeprägt, um ihn als Merkmal auszuwerten.

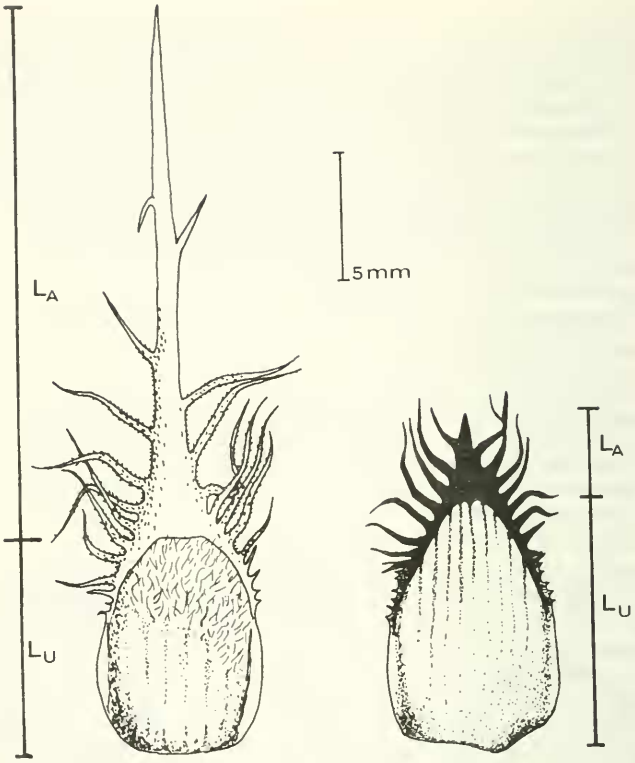


Abb. 6: Mittlere Hüllblätter von C. ornata (Soria) und C. cephalariifolia (E 45, Cañigral).

Die wollige Behaarung, die bei dem Unterblatt von C. ornata angedeutet wurde, ist kein Charakteristikum. Sie kann bei beiden Arten auftreten, ist aber meistens ziemlich abgewetzt.

4) Hüllblattfarbe (Hb-F)

C. cephalariifolia besitzt schwarze Anhängsel, die nur an den Fransenspitzen heller werden. Die Anhängsel von C. ornata dagegen sind hellocker bis orange (etwa 4 A 4).

Blütenmerkmale

Im Köpfchen drängen sich die Blüten durch die enge Mündung des kugeligen Involucrums nach außen, wobei sie erst ab hier allmählich Farbe bekommen, so daß nur die Kronzipfel voll ausgefärbt sind. Innerhalb der hellen, bauchigen Verdickung unterhalb der Kronzipfel liegen die Filamente. Am unteren Ende dieses Bauches sind sie innen mit der Kronröhre verwachsen. In der Reihenfolge von außen nach innen erscheinen die sterilen, strahlenden Randblüten, dann die Scheibenblüten des "zweiten" oder "weiblichen" Zustandes (vgl. H. MÜLLER, S. 383), hierauf diejenigen im Stadium der Pollenpräsentation (männlicher oder erster Zustand), zuinnerst noch solche im Knospenzustand.

Alle Untersuchungen im Blütenbereich wurden nach Möglichkeit an Köpfchen durchgeführt, bei denen der größere Teil der Blüten bereits den Zustand II mit durchgewachsenen Griffeln und geöffneten Narben erreicht hat und nur noch wenige Blüten sich im Knospenstadium befinden. Die Messungen wurden grundsätzlich an Blüten im zweiten Zustand vorgenommen, lediglich die Antherenfarbe kann nur während des ersten Blütenzustandes festgestellt werden, da die Staubblattröhre sehr schnell auszubleichen beginnt.

5) Kronzipfel der Randblüten (Rbl)

Sie sind bei C. cephalariifolia auffallend groß; ihre Zahl schwankt zwischen 4 und 5. Dagegen sind sie bei C. ornata wesentlich kleiner und schmäler, so daß sie im optischen Eindruck eines Köpfchens kaum in Erscheinung treten. Die Zahl der Kronzipfel beträgt meist 3 bis 4; die in Abb. 7 dargestellte fünfzipfelige Blüte ist für ornata-Verhältnisse bereits ungewöhnlich groß. Zur quantitativen Erfassung wird das Produkt aus Länge (l_R) und Breite (b_R) eines großen, d.h. auf Grund der Dorsiventralität der Blüten, unteren Kronzipfels gebildet. Der Kronzipfel wird also beschrieben durch ein Rechteck, in das er eben hineinpaßt. (Um vergleichen zu können, muß die Kronzipfellänge dabei natürlich auf die Größe

der Scheibenblüten-Kronzipfel bezogen werden.)

6) Länge der Randblüten (Rbl / Schbl)

Außer durch ihre Größe sind die Randblüten von C. cephalariifolia auch noch durch ihre Länge auffällig; sie sind wesentlich länger als die Scheibenblüten und hängen deshalb bei einem voll erblühten Köpfchen stark nach außen über. Die Randblüten von C. ornata sind kürzer oder höchstens so lang wie die Scheibenblüten, so daß sich ihr Herabhängen kaum bemerkbar macht. Als Index wird der Quotient Gesamtlänge der Randblüte zu Gesamtlänge der Scheibenblüte gebildet.

7) Kronzipfel der Scheibenblüten (Schbl)

Es fällt auf, daß die Kronzipfel von C. cephalariifolia ungefähr ebenso lang sind wie der obere, verdickte Teil der Kronröhre. Bei C. ornata ist dieser Kronröhren-Abschnitt deutlich länger als die Kronzipfel. Als Index wird deshalb der Quotient aus den in Abb. 7 eingezeichneten Strecken l_F zu l_K gebildet.

8) Asymmetrie der Scheibenblüten (Δ)

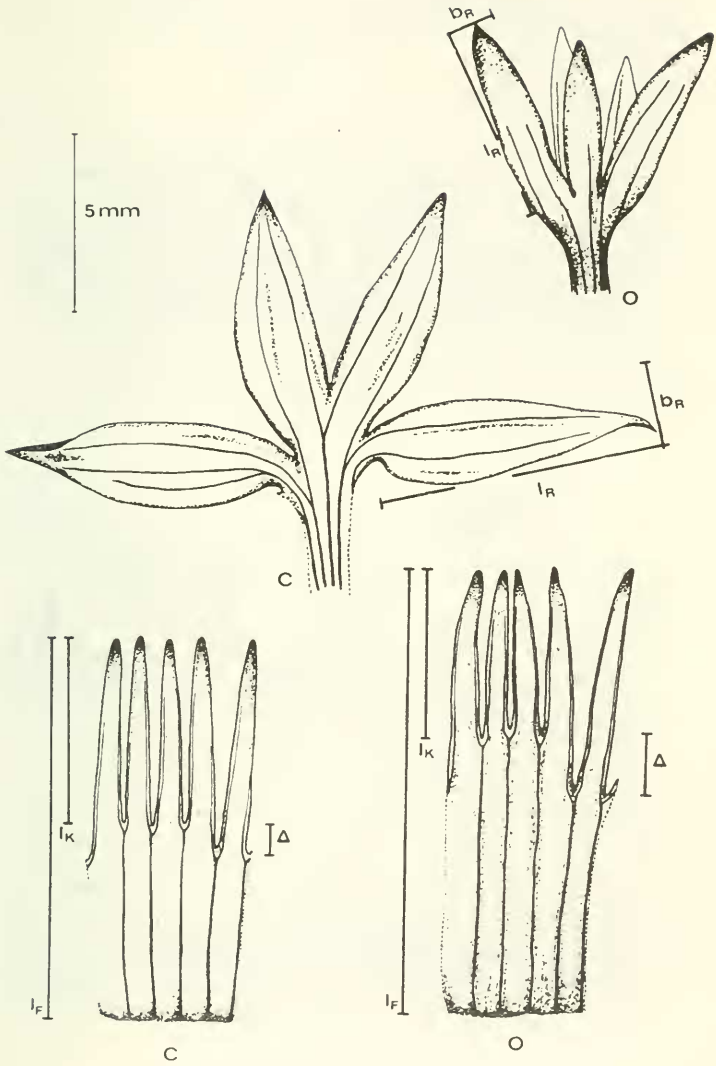
Auch die Scheibenblüten sind dorsiventral gebaut. Der untere, d.h. mediane oder abaxiale Kronzipfel ist länger als die übrigen. Bei C. ornata ist dieser Unterschied ziemlich groß, bei C. cephalariifolia wesentlich geringer. Die Differenz Δ wird in Relation zur Länge der Kronzipfel l_K gemessen.

9) Blütenfarbe (Bl-F)

Während die Blüten von C. ornata einheilich gelb sind (etwa 2 A 8), ist die Farbe von C. cephalariifolia ziemlich variabel. Meist ist sie verschieden stark violettrosa (zwischen 14 A 4 und 14 B 5, bis hin zu 14 A 7), doch kommen auch stark violett gefärbte Blüten (14 B 8), sowie Exemplare mit nelken-

---

Abb. 7: Blütenpräparate von C. cephalariifolia (E 4, Castielfabid) und C. ornata (Soria), mit "C" bzw. "O" gekennzeichnet. Oben: Oberteil der Randblüten, bei C. ceph. aufgeschlitzt. Unten: aufgeschlitzte Scheibenblüten, am Filamentansatz abgeschnitten.


bR
lR
5mm
O
bR
lR
C
lK
Δ
lF
C
lK
Δ
lF
O

rosa (13 A 3) Scheibenblüten bei fast weißen Randblüten vor. Die Schwierigkeit, daraus einen einheitlichen Farbindex abzuleiten, soll weiter unten bei der Wertung der Merkmale besprochen werden.

10) Antherenfarbe (Anth-F)

Hier liegen die Verhältnisse wesentlich einheitlicher. Die sterilen, verhärteten Enden der Antherenröhren sind bei C. cephalariifolia dunkel blauviolett (etwa 15 C 7 bei Frischmaterial), bei C. ornata hellgelb. Die Farben bleichen rasch aus, was die Merkmalsanalyse, v. a. bei Herbarmaterial, sehr erschwert. Dennoch darf man dieses Merkmal nicht vernachlässigen, da es Bastarde mit nahezu gelben Blüten gibt, die jedoch fast cephalariifolia-farbene Antheren besitzen.

11) Filamente (Fil)

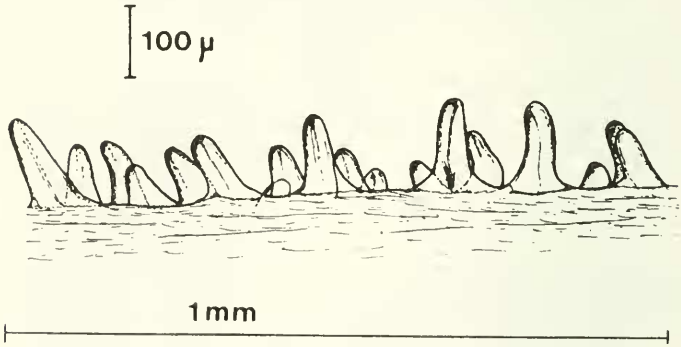


Abb. 8: Filamenthaare von C. ornata
(Totalpräparate des Filaments in Lactophenol)

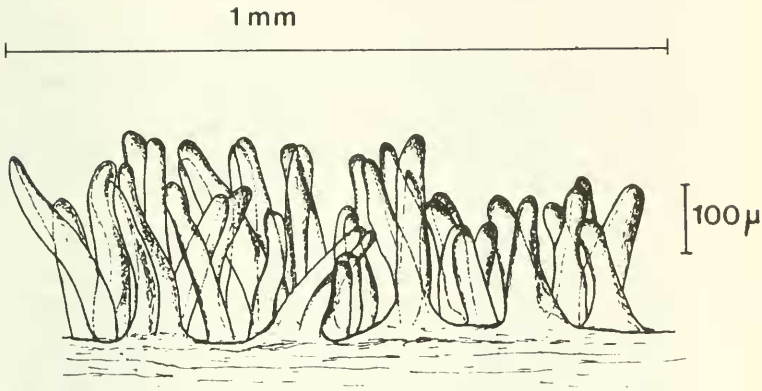


Abb. 9: Filamenthaare von C. cephalariifolia
(Totalpräparat des Filaments in Lactophenol-Baumwollblau)

Die Filamente der Centaureen sind, mit Ausnahme des obersten, an das Konnektiv anschließenden Teiles, der das kontraktionsfähige Schwellgewebe darstellt, mit Haaren besetzt. Diese Haare sind mit Nektar überzogen ("Saftdecke", vgl. H. MÜLLER, S. 383) und stellen den für den Berührungsreiz sensiblen Teil dar. Sie sind bei C. cephalariifolia ziemlich lang (250 bis 300 µm, manchmal noch länger) und stehen zudem sehr dicht. Die Haare von C. ornata sind viel kürzer (120 bis 180 µm) und viel weniger zahlreich. Damit lassen sich zwei weitere Merkmale quantitativ erfassen: Anzahl der Haare pro Millimeter (n/mm) und Länge der Haar (L). Praktisch wird so verfahren, daß im Lactophenol-Präparat bei aufgelegtem Deckglas entlang eines Millimeters alle Haare gezählt werden, die über den Rand des Filamentparenchyms

hinausragen. Da die Länge der Haare nach den Filamentenden hin stark abnimmt, wird ihr Durchschnitt nur aus dem Zentralbereich des Filaments ermittelt.

Außerdem sind die Filamente von C. cephalariifolia manchmal im Mittelteil miteinander verklebt, so daß es so aussieht, als ob nur 2 oder 3 dicke Filamente existierten, oder diese gar zu einer einheitlichen Röhre verwachsen wären. Da diese Eigenschaft jedoch nicht bei allen Exemplaren, ja nicht einmal bei allen Blüten eines Köpfchens auftritt, wurde sie nicht berücksichtigt.

12) Griffel (Gr)

Abb. 10 zeigt, daß die Griffelschenkel bei beiden Arten auf ganz verschiedene Weise auseinanderspreizen. Bei C. cephalariifolia stehen sie weit auseinander. Auch bei noch geschlossenen Griffelenden lassen sie sich leicht bis auf etwa die Hälfte der Strecke bis zum Fegehaarkranz (L_H) auseinanderbiegen. Mit Beginn des Abblühens reißen die beiden Schenkel entlang des verklebten Mittelteils (in der Zeichnung als dunkler Schatten auf der Narbenfläche dargestellt) noch weiter auf, manchmal bis über den Fegehaarkranz hinaus.

Bei C. ornata sind die beiden Narben wesentlich stärker miteinander verklebt. Auch in reifen oder schon welkenden Blüten öffnen sich die beiden Griffelenden nur auf ein ganz kurzes Stück, während sie entlang der größten Strecke der Narbenlänge im Mittelteil fest aneinander haften bleiben, wobei sich die Randpartien der Narbenflächen wie dargestellt auseinanderwölben. Aus dieser Besonderheit läßt sich nun der Index gewinnen: Entfernung des apikalen Griffelendes bis zum Fegehaarkranz zur Länge der freien Griffelschenkel: L_H/L_G.

Außerdem ist der Fegehaarkranz unterschiedlich gestaltet. Sein unterer Rand ist bei C. ornata auf beiden Seiten V-förmig nach unten gezogen, bei C. cephalariifolia gerade. Dadurch wird L_H bei C. ornata oft ein beträchtliches Stück größer als bei einem Exemplar von C. cephalariifolia mit sonst gleicher Blütengröße. Daß dieser Längenunterschied in der Zeichnung nicht so deutlich sichtbar ist, liegt an der verwendeten kleinblütigen var. microcephala (Ciudad Real). Man muß also L_H auf die Blütengröße beziehen, falls man diese Besonderheit

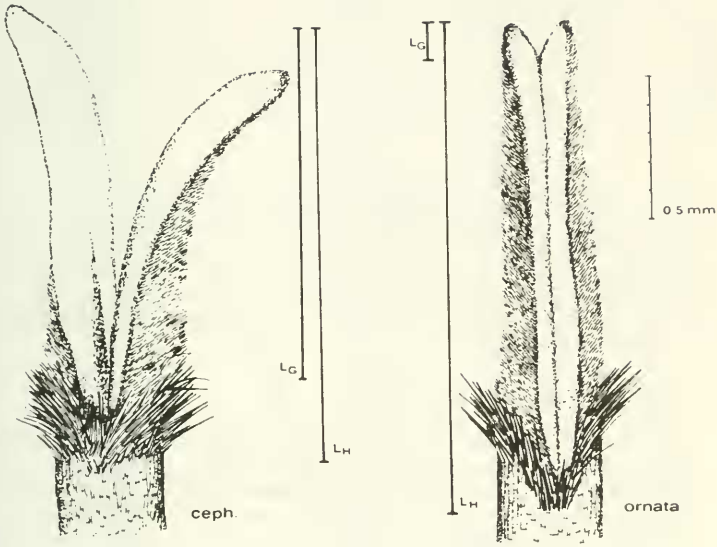


Abb. 10: Griffelenden von C. cephalariifolia und C. ornata.

Die langen Haare bei L_H stellen den Fegehaarkranz dar. (Zeichnung nach Frischmaterial von im Garten kultivierten Exemplaren.)

als Ersatzmerkmal bei noch unreifen Griffeln verwenden will.

Merkmale im Bereich der Achäne

Die Achänen von C. cephalariifolia sind ziemlich groß (etwa 5,5 bis 6 mm lang), im reifen Zustand dunkel schwarzbraun und nur zerstreut wollig behaart. C. ornata hat kleinere (nur etwa 4 bis 5 mm lange) Achänen, die heller gefärbt und gleichmäßig behaart sind. Da aber an vielen untersuchten Pflanzen nur unreife Achänen zu finden waren, bzw. die Achänen durch Insektenfraß zerstört waren, konnten diese Merkmale nicht berücksichtigt werden.

Auffällig sind dagegen die Unterschiede im Pappus, der bei beiden Arten in zwei verschiedene Formen ausgebildet ist: mehrere Reihen von nach innen hin immer länger werdenden Außenpappusborsten, sowie als innerste Reihe ein Kranz von ganz anders gestalteten, viel kürzeren und breiteren Innenpappus-Schuppen. Diese charakteristischen Merkmale lassen sich schon an unreifen Achänen, wenn diese nur einigermaßen ausgewachsen sind, ganz gut feststellen.

13) Länge des Außenpappus (Ap/Ach)

Die längsten Borsten des Außenpappus sind bei C. cephalariifolia höchstens so lang wie die Achäne selbst; bei C. ornata sind sie ungefähr doppelt so lang, Daraus folgt als verwertbarer Index: Länge des Außenpappus (maximal) / Länge der Achäne.

14) Zähne der Außenpappusborsten (Ap)

Die im Querschnitt rundlich ovalen Außenpappusborsten sind mit zwei einander gegenüberliegenden Zahnreihen ausgestattet. Diese Zähne sind bei beiden Arten in unterschiedlicher Weise inseriert. Bei C. cephalariifolia stehen sie weit ab, haben also nur eine vergleichsweise kurze Basis, mit der sie angewachsen sind. C. ornata hat hingegen wesentlich enger anliegende Zähne; der abstehende Teil ist kaum länger oder sogar noch kürzer als die Basis. Dies läßt sich erfassen durch das Verhältnis: Länge der Innenseite des abstehenden Teiles (L_i) zur Länge der angewachsenen Basis (L_a). Da die Zähne entlang der Borste von unten nach oben immer weiter abstehen, wird die Messung einer Anzahl von Zähnen (die einzelnen Zähne

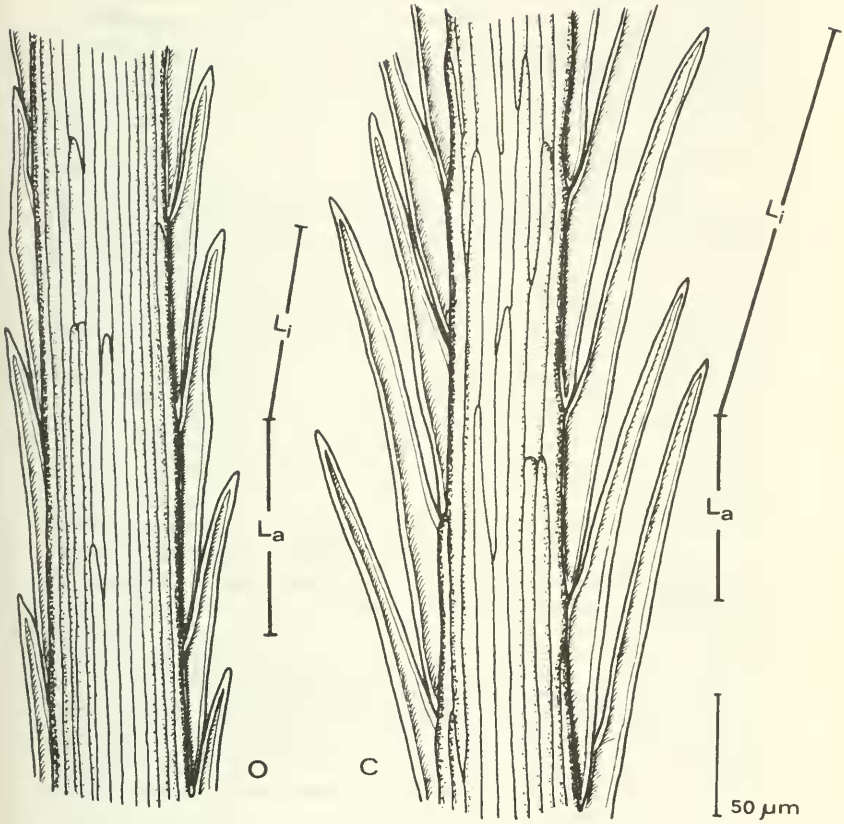


Abb. 11: Ausschnitt aus dem Mittelteil der Außenpappusborsten von C. ornata (links) und C. cephalariifolia (rechts).

sind durchaus unterschiedlich lang) im mittleren Drittel der Pappusborste, wo diese ungefähr 50 um dick ist, vorgenommen.

Der junge Außenpappus ist an der Basis weiß, von der Spitze her violett überlaufen. An reifen Achänen ist er violettbraun gefärbt, bleicht aber bald aus.

15) Innenpappus (Ip)

Die Schuppen des Innenpappus bestehen wie der Außenpappus aus langen, schlauchförmigen Zellen. Im Querschnitt sind die Schuppen jedoch nicht rundlich, sondern flach. Das obere Ende ist gezackt und teilweise eingeschlitzt, manchmal auch zugespitzt. Am apikalen Ende wie an den Seiten der einzelnen Schuppen sitzen zerstreut keulige, mehrzellige Haare. Am basalen Ende biegen die Schuppen nach innen hin um und sind mit einer holzigen Verdickung auf der Achäne festgewachsen. Dabei sind die einzelnen Schuppen oft nicht bis zur Basis voneinander getrennt, sondern verschieden hoch miteinander verwachsen. Vor allem bei C. ornata kommt es öfters vor, daß zwei oder mehr Schuppen fast völlig zusammengewachsen sind.

Farblich muß der Innenpappus nicht von Außenpappus abgesetzt sein. Häufig ist er weiß, des öfteren bräunlich, bisweilen violettbraun wie der Außenpappus. Bei C. ornata, v.a. bei den microcephala-Formen ist der Innenpappus nicht selten grau gefärbt.

Der Unterschied zwischen beiden Arten besteht damit hauptsächlich in der Größe der Schuppen. Während sie bei C. cephalariifolia meist deutlich weniger als 1 mm lang und ziemlich schmal sind, besitzt C. ornata sehr kräftige, in er Regel um 2 mm lange und entsprechend breite Innenpappusschuppen. Es läßt sich also sowohl die Länge als auch die Breite (L und B) als meßbares Kriterium verwerten.

Qualitativ auffällig ist die mehr keulige Form des Innenpappus von C. ornata, während C. cephalariifolia mehr linealische Schuppen besitzt, die meist ziemlich zahlreich mit kräftigen Zähnen versehen sind.

Da die Gestalt der Innenpappus-Schuppen doch recht variabel ist, wurde in Abb. 12 eine Auswahl von Formen in Umrißzeichnungen wiedergegeben.

Wertung der Merkmale

Wenn es sich bei den vorliegenden Bastarden um künstlich erzeugte Kreuzungen handelte, deren Eltern man genau definieren kann, könnte man zur Ermittlung des Hybriditätsgrades einfach die Meßwerte miteinander vergleichen. Bei natürlichen Hybriden muß jedoch die Variabilität der Ausgangsarten mitberücksichtigt werden, da ja die jeweiligen Eltern unbekannt sind. Die Merkmale wurden daher gewertet mit der sehr einfach anmutenden Methode des Hybrid-Index, die ihr Erfinder, E. ANDERSON, selbst " a method so crude, that it was published only after its general usefulness has been demonstrated in a number of different problems" nennt (S. 88).

Danach wird jedes ornata-Merkmal mit der Ziffer "O", jedes cephalariifolia-Merkmal mit "3" belegt. Für intermediäre Ausbildung bleiben dann die Werte 1 und 2, je nachdem, ob ein Merkmal stärker zum einen oder anderen Elternteil neigt. Kann man den Hybridcharakter nicht so stark differenzieren oder liegt ein Merkmal genau in der Mitte zwischen beiden Ausgangsarten, so ist der Hybridindex 1,5. Ebenso ist es möglich, bei genauer unterscheidbaren Merkmalen (wie z.B. den Brauntönen der Hüllblatt-Anhängseln) die Indexskala durch Verwendung von Kommawerten weiter aufzufächern. Kleinere Einheiten als 0,5-Schritte wurden dabei aber nicht gewählt.

Die ganze Frage richtet sich nun darauf, was als "O" bzw. "3" gewertet werden soll. Bei C. ornata liegen die Verhältnisse insofern ziemlich einfach, als für diese Art neben den Exemplaren der Hybridpopulationen genügend Herbarmaterial aus anderen Gebieten vorlag, darunter vor allem auch solches von Fundorten, die außerhalb des Areals - und damit des Einflusses - von C. cephalariifolia liegen. Aus diesem Material wurde zunächst die Variabilität der ornata-Merkmale bestimmt.

Im einzelnen wurden dazu verwendet:

2/01: Ciudad Real, J. Grau, kult. Exemplare. (2n = 20)
2/02: Grazalema (Andalusien), Reverchon, 1890
2/03: Daroca, Willkomm, 1850
2/08: Antequera (Granada), Huter, 1879
2/09: dto.
2/11: Orón (Kastilien), Elias, 1907
2/12: La Solanilla (Hervás), Rivas, 1946
2/13: Garray (Soria), Zubizarreta, 1972

2/14: Barrancon de Valentina (Jaen), Reverchon, 1904
2/15: Puerto Paniza (Zaragoza), Merxmüller & Wiedmann, 1962
2/17: Valacloche (Teruel), Willkomm, 1893
2/19: Ocana (Toledo), Lippert, 1969
hiervon auch kult. Exemplare: 2n = 40.
2/20: Sierra de Cazorla (Jaen), Lippert, 1969.

(Die vorangestellten Zahlen sind die Arbeitsnummern, die in den Unterlagen zur Charakterisierung der Pflanzen verwendet wurden.)

Bereits bei dieser Untersuchung fielen 2/15 und 2/17 durch ihre Hüllblattgestalt sowie die Ausbildung der Filamenthaare bzw. des Innenpappus auf und konnten - auch von ihrem Fundort her - als mögliche Hybriden eingestuft werden. Dies konnte dann durch das weitere Verfahren mit dem Hybridindex-System voll bestätigt werden.

Mit den so erhaltenen Daten wurden nun die ornata-ähnlichen Pflanzen unserer Hybridpopulationen verglichen. Aus all den Werten eines Merkmals, die hiervon in den ornata-Bereich fielen, wurde der Mittelwert gebildet und gleich O gesetzt. Mit dieser Korrektur wurde erreich, daß der Hybridindex O nicht einfach von fremden Pflanzen auf die vorliegenden Populationen willkürlich übertragen wurde, sondern dem Untersuchungsmaterial angepaßt ist.

Schwieriger gestaltete sich die Wertung der cephalariifolia-Merkmale, da einerseits diese Art praktisch nur innerhalb des ornata-Areals vorkommt, zum anderen die wenigen erreichbaren Herbarbelege meist nur dürftiges Material boten. So stützte sich

---

Abb. 12: Formen von Innenpappus-Schuppen bei C. ornata und C. cephalariifolia.
a) C. ornata (Grazalema, Andalusien)
b) C. ornata (E 21)
c) C. ornata (E 22)
d) C. ornata (E 67)
e) C. ornata (Antequera, Granada): kleinster beobachteter Innenpappus
f) C. cephalariifolia (E 4)
g) C. cephalariifolia (E 60)
h) C. cephalariifolia (E 45)
i) C. cephalariifolia (E 85)

a
b
c
d
e
f
g
h
i
200 μ

die Untersuchung v.a. auf im Garten kultivierte Exemplare, die bereits vor mehreren Jahren im Gebiet von Teruel gesammelt worden waren. Da diese aus Achänen gezogenen Pflanzen durchwegs einheitlich sind, können sie als reine Art gelten. Darüber hinaus wurde an Herbarmaterial verwendet:

1/03: Sierra de Valacloche (Teruel), Reverchon, 1893
1/04: Alcud(i)a, Steppe (Mittelspanien), Rauh, 1951
1/05: Daroca, Willkomm, 16.7.1850 (Isotypus)
1/06: Molina de Aragon, Willkomm, 19.7.1850 (Isotypus)
1/07: Penarroya (Aragonien), Loscos 1865, det. Willkomm
1/08: Laguneta de Chiprana (Alcaniz), Loscos, 1876.

Von diesen Daten ausgehend wurde auch hier wieder der Merkmals-Mittelwert für die Pflanzen des Exkursionsgebietes gebildet, wobei v.a. isoliert stehenden Exemplaren (wie z.B. E 45) gewertet wurden.

Diese Mittelwerte und ihre Zuordnung zum Hybridindex ist nachfolgendem Schema zu entnehmen.

Hybrid Index:	0	1	2	3	
Merkmale:					
B: F/U	1,5	2,0	3,0	5,0	
Hb: L_a/L_u	2,3	1,5	0,5	0,3	
Rbl: $l_R x b_R/l_K$	1,0	1,4	2,5	3,0	
Rbl / Schbl	0,9	1,0	1,2	1,3	
Schbl: l_F/l_K	2,5	2,3	2,1	1,9	
Schbl $\triangle$ l_K	0,33	0,25	0,15	0,11	
Fil: n/mm	22	28	40	45	
Fil: L	0,16	0,18	0,22	0,25	mm
Grif: L_H/L_G	10	5,0	2,5	2,0	
Ap/Ach	2,0	1,75	1,25	1,0	
Ap: L_i/L_a	1,0	1,25	1,75	2,0	
Ip: L	1,7	1,4	1,1	0,9	mm
Ip: B	0,2	0,18	0,13	0,1	mm
	ornata	intermed.		ceph.	

Wie man sieht, wird nicht alles, was über den Durchschnittswert 0 bzw. 3 hinausgeht, gleich als Bastardmerkmal gewertet, sondern es verbleibt für ornata und cephalariifolia ein Bereich, der die obere Variabilitätsgrenze einbezieht. Dieser Bereich wurde nicht rein rechnerisch aufgestellt, sondern entsprechend

dem bei jedem Merkmal festgestellten Speilraum. Dies ist angesichts der vorhandenen introgressiven Hybriden sicher eine Ermessenfrage, jedoch keine Frage der Willkür. Es wird lediglich eine auf vielfältigen Beobachtungen und Vergleichen basierende qualitative Wertung miteinbezogen, die die Quantifizierung jedoch nicht vernebelt, sondern ergänzt. Jedenfalls scheint durch dieses Vorgehen der von DAVIS und HEYWOOD (S. 479) gemachte Einwand, die Hybridindex-Methode könne die natürliche Variabilität nicht berücksichtigen, am einfachsten ausgeräumt.

Mit dieser Art der Grenzziehung mag vielleicht das eine oder andere Bastardmerkmale unter den Tisch fallen, weil der Bereich für "ornata" oder "cephalariifolia" in Einzelfällen zu weit gesteckt war. Dies ist jedoch weit weniger schlimm als der gegenteilige Fehler, durch den reine Elternmerkmale als bereits hybridogen gewertet würden.

Wertung der Farbmerkmale

Ging es schon bei der Einteilung der meßbaren Merkmale nicht ohne ein qualitatives Element ab, so gilt dies natürlich erst recht, wenn die Farbqualitäten dem Hybridindex zugeordnet werden sollen. Man kann darauf aber nicht verzichten, da die Farben von Hüllblattanhängseln, Rand- und Scheibenblüten, sowie der Antheren sehr wichtige und aussagekräftige Merkmale darstellen.

1) Die Farbe der Hüllblattanhängsel

Einfach liegen die Verhältnisse bei der Farbe der Anhängsel, da sich ihre Veränderung von Hellocker nach Schwarz leicht in eine lineare Anordnung (hell - dunkel) übertragen läßt. Dem Hybridindex 0 entspricht dann etwa die Farbe Hellocker, 0,5 = hellorangebraun, 1 = hellbraun, 1,5 = mittelbraun, 2 = dunkelbraun, 2,5 = schwarzbraun und 3 = schwarz.

2) Die Blütenfarben

Hier ist eine lineare Anordnung der Farbtöne ausgeschlossen, da sich mehrere Reihen von Farbabstufungen feststellen lassen.

Einmal eine rote Farbreihe; von Blutrot (10 B 8) über Ziegelrot (8 B 7) nach Gelbrot (8 A 7 überlaufenes Gelb). Diese Art der Farbausbildung beschränkte sich auf die Hybriden der Populationen 3 (um Royuela) und 4 (Nogueras). Die dunkelrote E 30 deutet darauf hin, daß ähnliche Farben vielleicht auch in der - ausdehnungsmäßig größten - Population 1 auftreten, jedoch waren dort an den Straßenrändern die Köpfchen der meisten Pflanzen schon vertrock-

net.

Bei Population 2 und dem südlichen Teil von Population 3 (um Terriente) war eine zweite Farbtonskala vorherrschend: sie reicht von eng an cephalariifolia-Farben anschließenden Rosatönen (12 A 5-4) bzw. Karmin (12 A 6) und Nelkenrosa (11 A 5) über mehr oder weniger stark rosa überlaufene Pastelltöne und Pfirsischfarben (7 A 4) bis zu fast gelben Blüten, die nur noch an den Spitzen der Kronzipfel schwach rosa überhaucht sind. Als dunkelste Form dieser "überlaufenen" Farbreihe könnte man wiederum das Dunkelrot (11 B 7) von E 30 ansehen.

Eine weitere Farbreihe umfaßt Brauntöne, so Braunrot (7 C 6-5) und Braungelb (etwa 5-6 B 8).

Außerdem treten noch mehr ins Weißliche gehende Blüten auf, wobei die Weißgelben wieder stärker oder schwächer rosa überlaufen sein können.

Diese unterschiedlichen Farbausprägungen haben ihre Ursache zum großen Teil in den verschiedenen Blütenfarben von C. cephalariifolia (vgl. S. 144), denn die Farbe von C. ornata erscheint ziemlich konstant. Daß bei violetten Centaurea-Arten verschiedene Farbmutanten, darunter auch Weiß, auftreten können, ist von unseren heimischen Centaureen her bekannt. An der C. cephalariifolia nächstverwandten Art C. scabiosa L. haben das MARSDEN-JONES und TURRILL (1937) untersucht. Durch Kreuzungsexeperimente konnten sie zeigen, daß die bei ihren Pflanzen auftretenden Farben" "marguerite yellow", "mallow pink", " tourmaline pink", "dull magenta purple" und "dull dark purple" tatsächlich genetisch bedingt und nicht bloß modifikativ sind. Sie schlossen daraus auf die Multigenie des Merkmals Blütenfarbe und postulierten auf Grund ihrer Daten die Existenz von fünf verschiedenen Allelen dafür. Wenn das für C. scabiosa zutrifft, dann dürfen wir für C. cephalariifolia sicher analoge Verhältnisse annehmen.

Die verschiedenen Farbreihen ließen sich dann zunächst einmal dadurch erklären, daß sie ihren Ausgangspunkt von verschiedenen cephalariifolia-Farben nehmen, in die dann nach und nach immer mehr ornata-Gelb eingekreuzt wird. Daß zu demselben Effekt auch die genetische Aufspaltung in den Folgegenerationen beiträgt, ist klar, braucht aber für die Wertung der Blütenfarbe nicht besonders berücksichtigt zu werden. In beiden Fällen gilt: je stärker der Gelbanteil, desto größer die ornata-Verwandtschaft für dieses Merkmal, nicht notwendig natürlich

für die ganze Pflanze.

Es kommen indessen noch zwei weitere Komplikationen für die Wertung hinzu: das Phänomen der Komplementation und die Möglichkeit der Aufspaltung bereits in der F_1-Generation, wenn es sich - was nach dem bisher Gesagten häufig der Fall sein dürfte - bei C. cephalariifolia um heterozygotes Material handelt.

Komplementation bedeutet hier die durch Kreuzung möglich gewordene Bildung von neuen Farbtönen, die nicht einfach durch Mischung bzw. Überlagerung der Farbkomponenten der Ausgangspartner zu verstehen sind. Das könnte vor allem bei den weißgelben Farbtönen der Fall sein, die wesentlich häufiger auftreten, als daß sie alle auf das einzige gefundene cephalariifolia-Exemplar mit weißen Randblüten (E 59) zurückgeführt werden könnten. Auch bei den bräunlichen Blütenfarben dürfte es sich um Komplementation handeln.

Aufspaltung als Folge der Heterozygotie bedeutet z. B. : Eine weiße C. cephalariifolia, die - wie MARSDEN-JONES und TURRILL (1954) an analogen Fällen gezeigt haben - in weiße und violette Farbtöne aufspalten kann, wird mit einer gelben C. ornata gekreuzt und kann nun gleichzeitig weißgelbe und violett überlaufene (oder rote) Nachkommen hervorbringen. Beide Farben, obwohl die eine dem Augenschein nach viel näher bei C. ornata steht als die andere, haben tatsächlich den gleichen Hybridwert, da hier nicht - wie bei einer Aufspaltung erst in der F_2 durchaus möglich - die eine Farbe auf dem Vorhandensein von mehr ornata-Genen beruht als die andere.

Beide Phänomene haben MARSDEN-JONES und TURRILL (1937, S. 492 ff.) sehr schön an einem etwas abenteurlich anmutenden Kreuzungsexeperiment aufgezeigt. Sie bestäubten eine gelbblühende Varietät von C. scabiosa ("marguerite yellow"), die 2n = 20 Chromosomen besitzt, mit Pollen von C. collina L., die wie C. ornata der Section Acrocentron angehört, auch gelbe Blüten hat, aber 2n = 60 Chromosomen besitzt. Sie erhielten daraus sechs F_1-Bastarde (mit 50 und 52 Chromosomen!), mit fünf verschiedenen Blütenfarben:

dull purple magenta
sea foam yellow
magenta (zweimal)
chartreuse yellow
olive buff (eine Farbe, die anscheinend den oben genannten violett überlaufenen Pastelltönen entspricht).

Während die beiden gelben Bastarde einheitlich gefärbte Scheiben- und Randblüten besaßen, waren bei den übrigen Exemplaren die Randblüten heller gefärbt als die Scheibenblüten. Diese hellere Tönung der Randblüten rührt von der verwendeten C. scabiosa her, die ebenfalls heller gelb gefärbte Randblüten aufwies.

Der Vollständigkeit halber sei noch referiert, daß die Kreuzung einer magentafarbenen mit einer kartäuserlikörgelben F_1-Pflanze (eine einzige Achäne aus drei verwendeten Köpfchen!) eine sterile F_2-Hybride (ohne Pollenproduktion) erbrachte, die in der Farbe dem violetten Elternteil glich.

Zusammenfassend kann man sagen, daß eine detaillierte Wertung der Blütenfarbe unmöglich ist, sondern häufig der Indexwert "1,5" strapaziert werden muß. Immerhin wird man meist nicht sehr fehlgehen, die dunkleren Töne mit einem höheren, die stärker gelben (nicht die weißgelben!) mit einem niedrigeren Index zu belegen.

3) Die Antherenfarbe

Hier liegen die Verhältnisse insofern wieder einfacher, als sich die Farben der Antheren leichter in eine Reihe der abgestuften Helligkeit einordnen lassen. Je dunkler und stärker violett das Oberteil der Antherenröhre, desto größer die Nähe zum Wert 3. Da jedoch auch sehr hell gefärbte cephalariifolia-Blüten die üblichen dunkelvioletten Antheren haben (1), kann zwischen der Wertung der Blüten- und der Antherenfarbe eine Differenz entstehen, die eine bestehende Korrelation zwischen beiden etwas verschleiert. Aus Unkenntnis der jeweiligen Kreuzungspartner ist es aber nicht möglich, diesem Tatbestand voll Rechnung zu tragen, will man nicht von vornherein eine mögliche unabhängige Vererbung von Blüten- und Antherenfarbe ausschließen. Aufs Ganze gesehen wirkt sich diese Schwierigkeit indessen nicht sehr drastisch aus, da infolge der vorsichtigen Wertung der Blütenfarbe eine solche Indexdifferenz nur 0,5 beträgt.

---

(1) Eine Ausnahme könnte lediglich E 59 mit hellrosa Scheiben- und weißen Randblüten sein. Sie besitzt auch relativ hell gefärbte Antheren. Allerdings ist es durchaus möglich, daß auch hier bereits der Prozeß des Ausbleichens begonnen hat.

4) Verzögerte Ausbildung der Blütenfarbe

Zweimal wurde eine Besonderheit in der Farbausbildung beobachtet. Während zur Zeit des Blütenzustandes I die Antheren bereits voll ausgefärbt waren (das leuchtende Rotviolett wurde mit "2" gewertet), dauert es bis zu vollständigen Ausbildung des Anthocyangehalts in den Kronzipfeln länger. (Die gelbe Blütenfarbe ist dagegen schon an den jungen Blütenknospen im noch geschlossenen Köpfchen ausgebildet.) Die Blütenkronen haben also hier ihre endgültige Farbe erst zu einem Zeitpunkt erreicht, da die Antheren schon wieder ausgebleicht sind.

Diese zwar nicht generell beobachtete Eigentümlichkeit (man trifft natürlich auch nicht immer auf den entsprechenden Zustand der Köpfchen) könnte ein Charakteristikum der Formen mit violett überlaufenen Blüten sein, wurde sie doch nur an solchen Exemplaren festgestellt. In Einzelfällen kann sie ebenfalls Anlaß zur Fehlinterpretation bei der Blütenfarben-Wertung sein.

Liste der gewerteten Merkmale

Aus Gründen der größeren Übersichtlichkeit und leichteren Vergleichbarkeit wurden hier die morphologischen Merkmale zum Teil stärker zusammengefaßt als in der auf S. 33 angegebenen Tabelle. Es zeigte sich, daß mit der auf 12 Merkmalen basierenden Wertung die klarsten Ergebnisse zu erzielen waren. (Eine Aufstellung aller Einzelmerkmale findet sich im Anhang.)

Pfl.-Nr.	Blatt	Hb	Hb-F	Rbl	Rbl-F	Schbl	Schbl-F	Anth-F	Fil	Grif	Ap	Ip
E 3	3	3	3	3	3	3	3	3	0	3	3	3
E 4	3	3	3	3	3	3	3	3	1	3	3	3
E 9	3	3	3	3	3	3	3	3	1,5	3	3	3
E 14	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
E 20	0	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1	0
E 21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E 22	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E 23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
E 24	0	1,5	1	1	0	0	1	-	1	1,5	1	0
E 26	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0

Pfl.-Nr.	Blatt	Hb	Hb-F	Rbl	Rbl-F	Schbl	Schbl-F	Anth-F	Fil	Grif	Ap	Ip
E 30	1,5	2	2	0	2	1	2	2	2	1	1	2
E 31	3	3	3	3	3	3	3	3	2	3	-	-
E 35	1,5	1	1,5	2	1,5	1	2	2	1	2	2	1
E 36	1,5	0	1	0	0	0	0	1	2	0	1,5	2
E 38	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E 41	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E 43	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0
E 44	0	1	1	1	0	1	(1)	0	1	0	1	1
E 45	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
E 46	1	1	0	0	0	0	0	0	1,5	0	1	0
E 47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
E 48	1	1	1,5	1	1	0	1,5	2	0	2	1	2
E 49	2	2	2,5	2	2,5	2	2,5	3	3	2	3	3
E 50	0	0	1,5	1	1	1,5	1	2	1,5	1	1	1
E 51	2	2	2,5	2	2,5	3	2,5	3	1,5	2	2	2
E 52	0	1	1	0	0	1,5	1	(0)	1	2	1,5	0
E 53	2	2	2,5	3	2,5	1	2,5	3	3	2	2	3
E 54	0	0	1,5	1,5	1	1	1	2	2	1	1	1
E 55	1	0	1	1	1	2	1	2	1,5	2	1	1
E 56	1	2	1,5	2	1,5	2	1,5	2	2	2	1	0
E 57	3	3	2,5	0	2,5	1	2,5	3	3	3	3	1,5
E 58	1	2	1,5	1	1,5	2	1,5	2	2	2	2	1,5
E 59	3	3	3	3	3	3	3	3	2	2	3	3
E 60	2	3	3	3	3	3	3	3	2	3	3	3
E 61	1,5	1,5	1,5	2	1,5	2	1,5	2	0	1	2	2
E 62	1,5	1,5	2	2	1	1	1	1	2	1	1,5	0
E 63	1,5	2	2	2	0	2	1	1	1	2	1,5	2
E 64	1,5	2	1,5	1,5	1,5	1	1,5	2	2	2	2	2
E 65	1,5	2	1,5	1	0	1,5	0	0	2	1	2	2
E 66	0	1	2	2	0	0	0,5	2	2	1	2	1,5
E 67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
E 68	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
E 69	1	0	1,5	1	1	1	1	1	1	1	1	1
E 70	0	2	1	0	1,5	0	1,5	1	0,5	1	1	1
E 71	1	1	2	1	1	0	1	1	2	1	2	2
E 72	1,5	2	2	2	2	2	2	2	2	1,5	1	1
E 73	2	3	2,5	3	3	3	3	3	0	3	2	3
E 74	1,5	2	3	1	3	2	3	3	0,5	2	2	1,5

Pfl.-Nr.	Blatt	Hb	Hb-F	Rbl	Rbl-F	Schbl	Schbl-F	Anth-F	Fil	Grif	Ap	Ip
E 75	2	2,5	2,5	3	3	3	3	3	2	3	-	-
E 76	1	2	1	1	1,5	0	1,5	1,5	0,5	2	2	3
E 77	1	1,5	1,5	1	1,5	0	1,5	1,5	0,5	3	1,5	1
E 79	1,5	0	0	1	1,5	0	1,5	1,5	1,5	0	1,5	1,5
E 80	1,5	0	1,5	1	1,5	0	1,5	1,5	1,5	2	2	1,5
E 81	1	1	0	1	0	1	0	0	1	2	-	1
E 82	1,5	1	1	1,5	0	2	1,5	1,5	1,5	2	1,5	2
E 83	1	1	1	2	1	1,5	1	0	0	1	1,5	1
E 84	1,5	2	1,5	1	1,5	0	1,5	1,5	2	1	1,5	0
E 85	3	3	3	3	3	3	3	3	1,5	3	3	1,5
B 1	2	1,5	1,5	0	1,5	2	1,5	2	1,5	1	1	0
B 12	1	0	0,5	0	0	0	0	0	1	0	1	0
B 17	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
H 1	0	0	0	0	1	0	1	1	1,5	0	0	0
H 2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0
H 01	1,5	2	3	2	2,5	2	2,5	3	1	2	2	1

Hybridindex - Diagramm

Um zu einem Überblick über das Ausmaß der Bastardierung zu kommen, werden die einzelnen Hybridwerte jeder Pflanze nun aufsummiert, aber - in Abwandlung der von ANDERSON vorgeschlagenen Methode - nicht einfach als Hybridindexsummen in einem Kästchendiagramm aneinandergereiht (vgl. z.B. DAVIS & HEYWOOD S. 477). Die Indexsumme wurde vielmehr durch die Anzahl der Merkmale dividiert. So wird ein neuer Index zwischen O und 3 gewonnen, der nunmehr die gesamte Pflanze charakterisiert. Dieser Gesamtindex symbolisiert sozusagen den Prozentsatz der Gene, die ein Bastard von der einen bzw. anderen Ausgangsart besitzt.

Auf Grund dieses Indexwertes werden die Pflanzen nun zusammengestellt. Da die Übergänge völlig fließend sind, d.h. jeder Wert zwischen 0 und 3,0 auftritt, werden einfach Grenzen in 0,5 Schritten gezogen.

Diskussion des Diagramms

Trotz dieser willkürlichen Grenzziehung und trotz der geschilderten Mängel bei der Wertung von einzelnen Merkmalen zeigt das Diagramm den Wert der Hybridindex-Methode, gibt es doch einen ziemlich geordneten Überblick über das untersuchte Material und erlaubt bereits einige Aussagen.

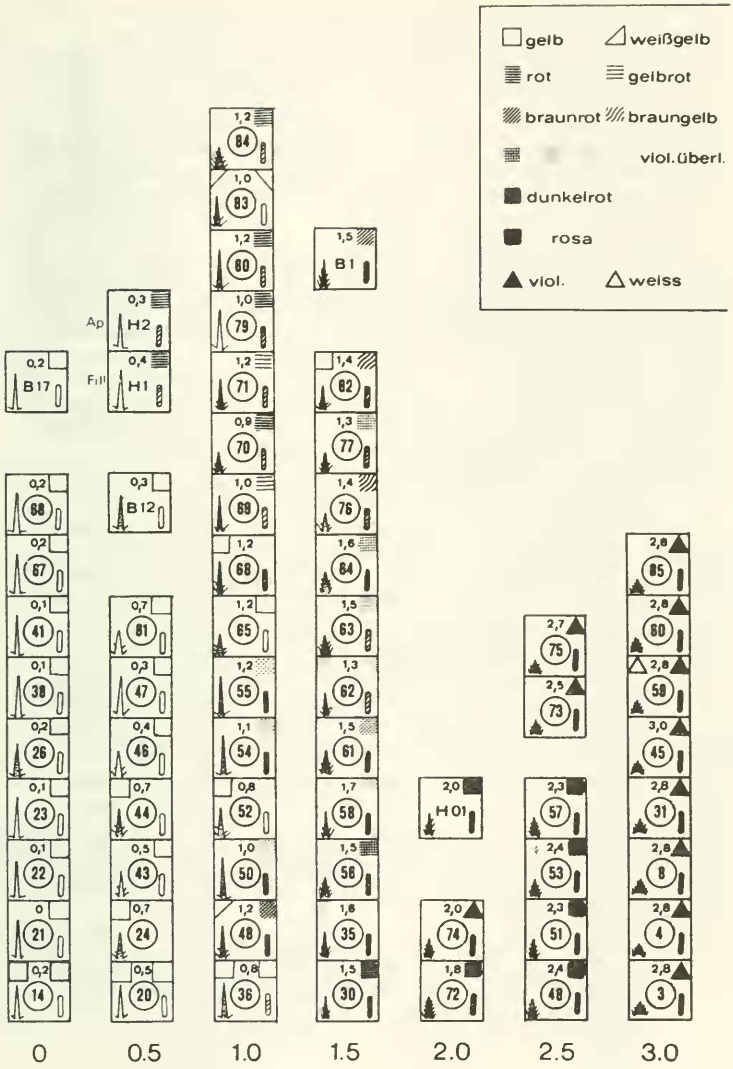
1) Die beiden linken Spalten setzen sich aus ornata-ähnlichen Pflanzen zusammen, die bis zu einem Hybridwert von 0,5 rein gelb gefärbte Blüten besitzen. Stärkerer cephalariifolia-Einfluß verändert bereits eines oder mehrere der Farbmerkmale oder ist wenigstens an einer deutlich veränderten Anhängselausbildung ablesbar (E 65). E 24 und 44, zwei Exemplare mit bereits leicht rötlich überlaufenen Blüten und kürzeren, hellbraunen Anhängseln

---

Abb. 13: Hybridindex-Diagramm

Abszisse: Hybrid-Index. (O = ornata, 3 = cephalariifolia)
Ordinate: Pflanzen mit ungefähr gleichem Gesamtindex.
(Jedes Kästchen stellt eine Pflanze dar)
Zahl am oberen Kästchenrand: Index der Einzelpflanze nach der Tabelle S.
Zahlen im Kreis: Pflanzennummer des E-Materials
Andere Bezeichnung in der Kästchenmitte: zu Vergleichszwecken zugeordnetes Material anderer Herkunft. Dabei bedeutet:
B: im Bot. Garten kultivierte Exemplare
H: Herbarbelege von Hybriden:
H 1: Orgaz (zw. Toledo u. C. Real), Merxmüller & Lippert, 1974
H 2: St. Elena, Rauh, 1951
H 01: Puerto del Madero, Wiedmann & Lottes, 1963.
(Im Staatsherbar unter C. cephalariifolia geführt).
Die 4 Symbole an den Kästchenecken bedeuten:
Rechts oben: Blütenfarbe (Scheibenblüte)
Links oben: Farbe der Randblüten, falls von Scheibenblüten verschieden
Rechts unten: Antherenfarbe
Links unten: Länge und Farbe des Anhängsels.

Die cephalariifolia-Blütenfarbe (schwarze Dreiecke) wurde meist nicht weiter differenziert. Es gelten ungefähr folgende Farbwerte: E 3,4 und 9: hellviolett (14 A 5), E 31 und 45: violett (14 A 7), E 59: hellrosa (13 A 3), E 60: violettrosa (14 A 4), E 85: stark violett (14 B 8).


gelb
weißgelb
rot
gelbrot
braunrot
braungelb
viol.überl.
dunkelrot
rosa
viol.
weiss
Ap
Fill
0,2 B17
0,3 H2
0,4 H1
0,3 B12
1,5 B1
2,0 H01
0
0.5
1.0
1.5
2.0
2.5
3.0

sind bereits deutlich durch einen höheren Index abgetrennt. (Ob darüber hinaus auch ihre Antheren bereits etwas rosa getönt sind, ist nicht mehr festzustellen; bei E 24 sind sie sicher ausgebleicht, weshalb das Symbol gar nicht erst eingetragen wurden.

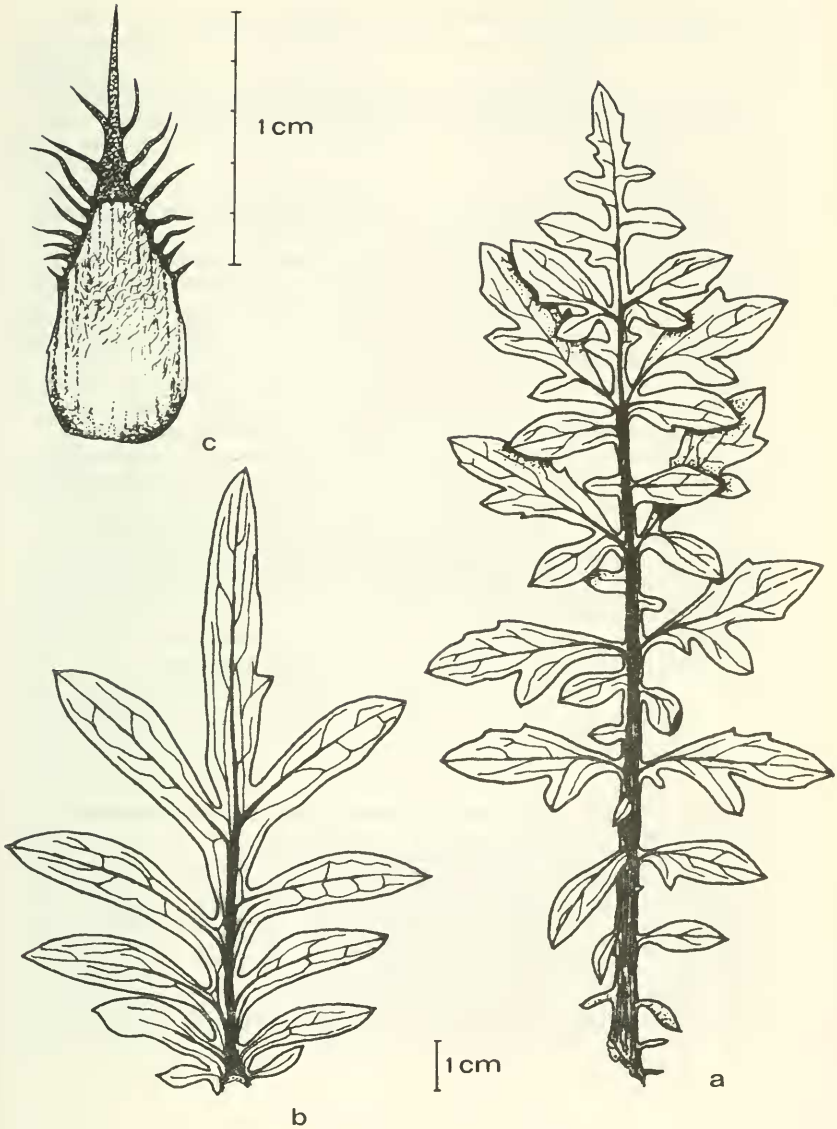
2) Analoge Verhältnisse gelten für die cephalariifoliaähnlichen Exemplare. Auch hier umfassen die introgressiven Hybriden eine Indexspanne von 0,5. Daß es sich dabei kaum um bloße Merkmalsvariabilität handelt, soll weiter unten bei der Besprechung der Streudiagramme gezeigt werden.

3) Auffällig ist das "Loch" in der 2,0- Spalte. Den höchsten Hybridindex einer Pflanze, die noch einen ornata-Anteil in der Blütenfarbe besitzt, hat die dunkelrote E 72 mit 1,8. (Die Blütenknospen im noch geschlossenen Köpfchen sind rein gelb gefärbt; auch im aufgeblühten Zustand ist der bauchige Teil der Kronröhre noch ziemlich stark gelb. Diese dunkelrote Farbe stellt also gewissermaßen die dunkelste Form der überlaufenen Farbtöne dar.) E 72 läßt sich noch gut an die 1,5-Spalte, zu der auch der zweite dunkelrote Bastard, E 30, gehört, anschließen. Pflanzen mit noch höherem Hybridindex, die in Farbe und Hüllblattform noch vom cephalariifolia-Habitus verschieden sind, wurden wesentlich seltener gefunden als entsprechende ornata-Hybriden. Der Schwerpunkt der Hybridverteilung ist also nach links, zu C. ornata hin, verschoben. Man könnte das als zufällig, durch unbewußte Auswahl beim Sammeln bedingt, interpretieren. Auffällig ist aber, daß die beobachteten Bastarde immer zusammen mit ornata-Pflanzen zu finden waren, und nicht ebenso gehäuft auch in cephalariifolia-Populationen auftraten. (Lediglich E 30 und E 72 fanden sich als einzeln stehende Exemplare innerhalb von cephalariifolia-artigen Pflanzen; E 72 dabei zusammen mit sehr stark hybridogenen Formen wie E 73, 74 und 75.)

Wohl kommen gelbe und violette Pflanzen in nächster Nähe nebeneinander vor; aber der Hybridschwarm bestand in den beobachteten Fällen immer aus gelben und "bunten", nicht aus violetten und "bunten" Exemplaren. Und das in einem Jahr, dessen verregneter Sommer eigentlich die cephalariifolia-nahen Bastarde

---

Abb. 14: Basales Stengelblatt (a), Tragblatt einer mittleren Seiteninfloreszenz (b) und mittleres Hüllblatt (c) von C. collina L. (Vich).
Kult. Exemplar, 2n = 60.


1 cm
c
1 cm
a
b

mehr hätte begünstigen müssen. Es hat somit den Anschein, daß C. ornata der die Hybridisierung stärker beeinflussende Partner ist.

4) den höchsten Hybridwert bei noch gelber Blütenfarbe besitzt E 65 mit 1,2. Dieser Bastard hat eine auffallende Ähnlichkeit mit C. collina L.

Die in SW-Europa vorkommende C. collina besitzt gegenüber C. ornata Blätter mit wesentlich breiteren Fiederabschnitten, die bisweilen schon ziemlich cephalariifolia-ähnlich aussehen; die mittleren Hüllblätter sind länglich-oval bis eiförmig und tragen ein ziemlich kurzbedorntes, hell- bis mittelbraunes Anhängsel, das durchaus einer intermediären Ausbildung bei unseren Bastarden vergleichbar ist; die Blütenmaße gehen stark in die Richtung von C. cephalariifolia: länger und stärker strahlende Randblüten, ziemlich geringe Kronzipfelasymmetrie der Scheibenblüten. Die Blüten sind meist etwas fahler gelb als bei C. ornata. Die Filamenthaare stehen zwar nicht sehr dicht, sind aber sehr lang; die Griffelschenkel sind bis fast zu Hälfte des Fegehaaransatzes getrennt. Der Außenpappus ist höchstens so lang wie die schwarze spärlich behaarte Achäne; diese selbst ist ziemlich groß. Die Pappusborsten besitzen lang abstehende Zähne. Der Innenpappus besteht aus kürzeren und schmäleren Schuppen als für C. ornata typisch, ist aber deutlich größer als der von C. cephalariifolia. (1)

Ein Vergleich der Merkmalswerte von E 65 mit einem kultivierten Exemplar von C. collina sei hier wiedergegeben.

---

(1) Die Beschreibung erfolgte auf Grund folgender Herbarbelege:

1) Prov. Barcelona, westl. Vich, Grau, 1972
   Im Bot. Garten kultiviert. 1976 gezählt: 2n = 60
2) Guadalest westl. Callosa de Ensarria, Grau, 1975
3) Puerto de la Carrasqueta (Alicante - Alcoy), Grau, 1969
4) Alcoy, Merxmüller & Grau, 1966
5) Benasau (Alcoy), Podlech & Lippert, 1973
6) Planes (Alicante), Podlech & Lippert, 1973
7) Sierra de Mariola (Alicante) Rivas et al., 1949

	E 65	C. collina (Vich)
Blatt (Index)	(geschätzt) 1,5	2
Hüllblatt: L_A/L_U	7 : 9 mm	8 : 9 mm
Hb-farbe	mittelbraun	mittelbraun
Randbl. l_R x b_R	7,5-8x1,5 mm	10 x 1,2-1,5
Rbl / Schbl	33 : 31 mm	33 : 27 mm
Schbl l_F/l_K	12,5 : 6 mm	13 : 6,5 mm
Schbl △	1,1 mm	0,8 - 1,0 mm
Bl-Farbe	fahlgelb (?)	hellgelb (2 A 6-7)
Fil. n/mm	40	10 - 15
Fil. Haarlänge	220 (-max. 400) µm	300 µm
Grif. L_H/L_G	2 : 0,2 mm	2,5 : 0,8-1 mm
Ap/Ach	7,5 : 5 mm	5 : 6 mm
Ap-Zähne: L_i/L_a	2-3 / 1	2-3 / 1
Ip L x B	1 x 0,18-0,2 mm	1-1,4 x 0,14-0,18 mm
Achäne	5 x 2 mm (unreif)	6 x 2,8 mm (schwarz)

Wie man sieht, sind durchaus Unterschiede vorhanden. Aber die Ähnlichkeit ist doch so weitgehend, daß man eine allein im Gelände vorkommende Pflanze mit dem Habitus von E 65 leicht für eine C. collina halten könnte.

Indessen sind aus diesem Bastard keine Schlüsse auf eine mögliche Entstehung der Art C. collina aus C. ornata und C. cephalariifolia zu ziehen, da - neben den verbleibenden morphologischen Unterschieden - C. collina 60 (bzw. 20) Chromosomen besitzt.

5) Das Gegenstück zu E 65 stellt E 74 dar. Sie ist die Pflanze mit den längsten - allerdings schwarzen - Hüllblattanhängseln (L_A/L_U = 6:8 mm) bei violetten Blüten. Sie weist ebenfalls in allen Merkmalen (B, Hb, Rbl, Schbl, Fil, Grif, Ap, Ip) Hybridcharakter auf.

E 74 wie E 65 stellen Ausnahmen dar. In allen übrigen Fällen ist ein so hoher Hybriditätsgrad, wie ihn diese beiden Pflanzen zeigen, stets auch mit einer Änderung der Blütenfarbe verbunden, wie das bei der bereits besprochenen Multigenie dieses Merkmals auch zu erwarten ist. So hat H 01, eine Hybride von Puerto del Madero, die noch längere schwarze Anhängsel besitzt (L_A/L_U = 10:8,5 mm) bereits eine rotstichige Blütenfarbe.

6) In diesem Zusammenhang fallen die zugeordneten Herbarbelege H 1 (südl. Toledo) und H 2 (St. Elena) auf. Sie haben beide

mehr oder weniger stark rot gefärbte Blüten (die genaue Farbe läßt sich an den getrockneten und deshalb nachgedunkelten Blüten nicht mehr ermitteln), aber sonst kaum Merkmale, denen man Hybridcharakter zusprechen könnte. Lediglich die Filamente von H 1 (30/mm, 200 µm lang) bzw. die Bezähnelung der Außenpappusborsten bei H 2 (L_i/L_a: 1,1-1,3) sind nicht mehr ganz ornata-artig ausgebildet. Die in unserem E-Material vorhandenen Pflanzen mit roten Blüten haben demgegenüber durchwegs einen wesentlich höheren Hybridindex, besitzen also bedeutend mehr Hybridmerkmale. Selbst bei E 79 sind es wenigstens: Rbl, Fil, Ap und Ip. So drängt sich die Frage auf, ob H 1 und H 2 wirklich mit Recht als Bastarde anzusprechen sind, oder ob es sich nicht vielmehr um rote Varianten von C. ornata handelt, zumal die erwähnten Merkmale nicht gerade gravierend von den ornata-Werten abweichen. (Die Möglichkeit einer roten Blütenfarbe wird übrigens auch in Flora Europaea (IV, 264) für C. ornata angegeben.)

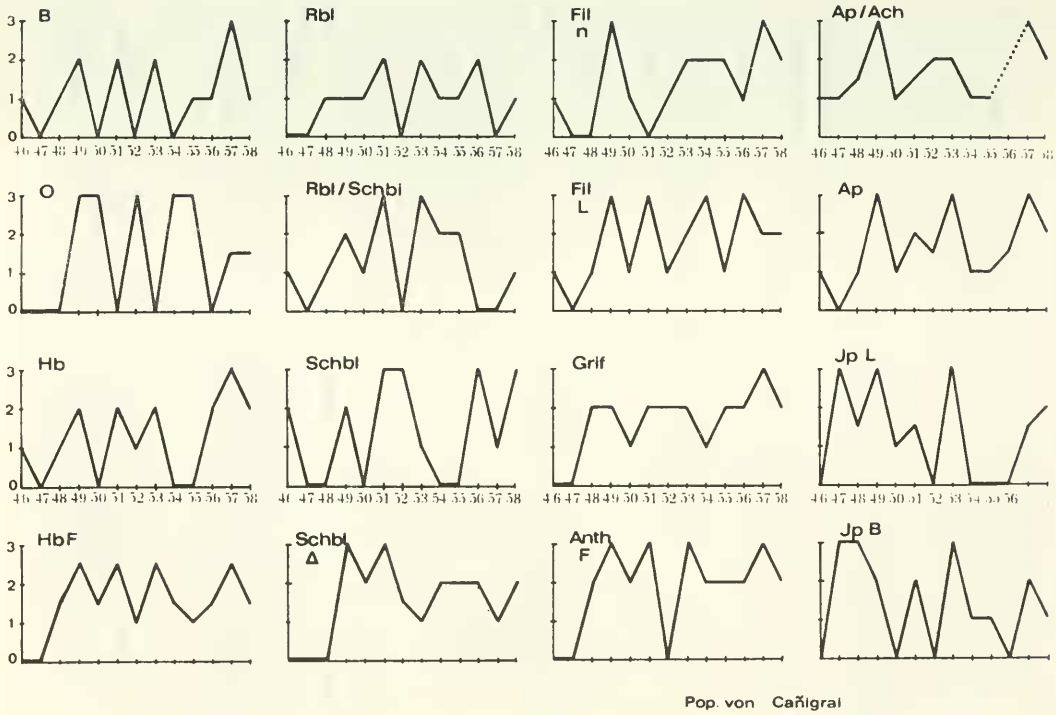
7) Obwohl Länge und Farbe der Hüllblattanhängsel weder miteinander (vgl. E 26 und E 81) noch mit den übrigen Merkmalen (vgl. E 79) stets korreliert sind, geben sie doch im Groben ein durchaus brauchbares Anzeichen für den Hybriditätsgrad. Aufs Ganze gesehen werden die Anhängsel im Schema von links nach rechts zunehmend kürzer und dunkler. Dabei ist die Farbe der Anhängsel normalerweise ein besseres Indiz als die Länge des apikalen Dorns.

8) Im Bereich der Blüten- und Antherenfarbe scheinen gewisse Korrelationen zu existieren.

Einmal besteht sicher eine Abhängigkeit der Farbe der Randblüten von der der Scheibenblüten. Sind sie nicht beide gleich gefärbt, so sind stets die Randblüten heller als die Scheibenblüten, nie umgekehrt. Diese Tatsache haben bereits MARSDEN & JONES und TURRILL (1937, 1954) durch ihre Kreuzungsexperimente

---

Abb. 15: Merkmalsdiagramme der Population von Cañigral.
Abszisse: Pflanzennummern
Ordinate: Hybridindex.
Die Merkmale Randblüten- und Scheibenblütenfarbe wurden auf Grund ihres Zusammenhangs untereinander und wegen ihrer Beziehung zur Antherenfarbe nicht mehr eigens aufgeführt. Dagegen wurde hier ausnahmsweise die Kugeldrüsigkeit der Blätter mitberücksichtigt (Symbol O), da die einzige in der Nähe gefundene C. cephalariifolia keine Kugeldrüsen besitzt. Es wurde nur unterschieden zwischen viel (Hybridindex = 0), wenig (= 1,5) und keinen (= 3) Kugeldrüsen.



Pop. von Cañigral

belegt.

Zum anderen besteht häufig auch ein Zusammenhang zwischen Blüten- und Antherenfarbe. Gelbe Blütenkronen haben normalerweise auch gelbe Antheren; stärker rot oder violett gefärbte Blüten besitzen fast immer auch entsprechend dunkler gefärbte Antheren. Könnte man die Ausnahmen vom zweiten Teil dieses Satzes noch durch den Hinweis auf das Ausbleichen erklären, so liegt mit E 36 sicher ein abweichender Fall für die gelben Blüten vor. E 36 besitzt - bei normal ornata-gelben Rand- und Scheibenblüten - eine Staubblattröhre mit einer ganz leicht rosa überlaufenen Zone. Die Färbung ist deutlich genug, um eine strikte Korrelation zwischen Blüten- und Antherenfarbe zu widerlegen.

Korrelation der Merkmale

Nachdem im vorigen Abschnitt bereits gewisse Zusammenhänge bei Blüten- und Antherenfarbe festgestellt wurden, ist nun zu fragen, ob nicht auch Beziehungen mit oder zwischen anderen Merkmalen bestehen.

Die Diagramme der Abb. 15 zeigen, daß nicht einmal in einer eng begrenzten Population strikte Korrelationen zwischen den einzelnen Merkmalen vorhanden sind.

Allerdings muß man sich über den Aussagewert dieser Diagramme im Klaren sein. Zwei oder mehr Kurven hätten dann den gleichen Verlauf, wenn es sich entweder bei dieser Population um lauter F_1-Hybriden handelte, ober aber wenn die Merkmale von nur je einem Gen gesteuert würden, und diese Gene auf demselben Chromosom lägen. (Die Gene - oder besser Gengruppen - müßten zudem auf dem Chromosom noch nahe benachbart liegen, um häufiges Crossing-over auszuschließen.

Der unterschiedliche Kurvenverlauf würde im ersten Fall eine alle Merkmale einschließende Heterozygotie bei allen Elternpflanzen bedeuten. Wir können aber diesen Fall außer Betracht lassen, da es wenig sinnvoll erscheint, bei einer natürlichen Population von perennierenden Pflanzen lauter F_1-Bastarde anzunehmen. Es ist bei weitem wahrscheinlicher, daß die Elternpflanzen zusammen mit Folgegenerationen verschiedenen Grades und Rückkreuzungen gemeinsam angetroffen werden. Dann lassen unsere Diagramme nur den Schluß zu, daß alle Merkmale von einer mehr oder weniger großen Zahl von Genen gesteuert werden, die auf verschiedene Chromosomen verteilt sind.

Die von MARSDEN-JONES und TURRILL für die Blütenfarbe von C. scabiosa festgestellte multigene Merkmalsausbildung trifft also - sicher in unterschiedlich starkem Ausmaß - auch für alle übrigen Merkmale unserer beiden Arten zu. Eine weitere Präzisierung dieses allgemeinen Ergebnisses würde in den Bereich der Genetik führen und wäre nur auf Grund umfangreicher Kreuzungsexperimente möglich.

Will man auf dem Weg der morphologischen Analyse genauere Aussagen machen, muß dies mit einer anderen Methoden geschehen. Die Überlegung dabei ist folgende:

Angenommen, die Indices zweier Merkmale werden in ein Koordinatensystem eingetragen. Sind die beiden Merkmale wenig variabel und für die zwei Ausgangsarten genügend weit von einander getrennt, so entstehen auf dem Diagramm zwei eng begrenzte Flecken von Meßpunkten, die die Korrelation der Merkmale bei den Ausgangsarten wiedergeben. Besteht eine solche Korrelation auch bei den Bastarden, so liegen deren Meßpunkte mehr oder weniger eng entlang der Geraden durch die beiden Meßpunktflecken. Es entsteht also ein - möglichst schmaler - Streifen von Meßpunkten. Besteht keine Korrelation, so liegen die Meßpunkte über den ganzen Quadranten verstreut: es entsteht ein Meßpunkt-Feld. Mit anderen Worten: die Streuung der Meßpunkte ergibt eine statistische Aussage über die Koppelung der Merkmale. Nun ist es zu umständlich, mit jedem möglichen Merkmalspaar ein solches Diagramm zu bilden und die Streuung der Bastardmerkmale zu vergleichen. (Man käme dabei auf 17 x 16 / 2 = 136 Diagramme!) Mit Hilfe der Werte des Hybridindex gibt es aber einen einfacheren Weg, der zum gleichen Ziel führt. Man braucht nur die Differenzen aller Hybridindexwerte zweier Merkmale aufzusummieren. Entsprechen sich die Merkmalswerte bei den meisten Pflanzen, bleiben Differenzen gering und ihre Summe liegt nahe bei Null. Bestehen dagegen nur wenig Paare mit gleichem oder nahe beieinanderliegendem Index, wird die Summe der Differenzen sehr groß. Eine niedrige Indexdifferenzsumme ist also Ausdruck dafür, daß zwei Merkmale miteinander korreliert sind.

Das Schema in Abb. 16 gibt diese Zahlen für das untersuchte E-Material wieder. Die häufig recht hohen Differenzsummen bestätigen, daß zwischen den meisten Merkmalen kein Zusammenhang besteht. Immerhin gibt es einige Besonderheiten.

1) Von allen übrigen Werten stark abgehoben ist das Merkmalspaar Randblütenfarbe - Scheibenblütenfarbe. Die Zahl 4 sagt aus, daß hier von einer echten Korrelation gesprochen werden kann.

2) Auch die übrigen Farbmerkmale haben noch relativ niedrige Indexdifferenzen zueinander. Dies trifft lediglich für die Beziehung Randblütenfarbe - Antherenfarbe nicht mehr zu. Die Ursache dafür ist bei den Exemplaren mit leicht violett überlaufenen Blüten zu suchen, die bei stark violett gefärbten Antheren vielfach rein gelbe Randblüten besitzen.

3) Ebenfalls noch ziemlich gut korreliert sind: Länge des Außenpappus mit Länge der Zähne der Pappusborsten, und Länge des Innenpappus mit seiner Breite. Dies rechtifertigt unser Vorgehen auf S. 161, Außen- und Innenpappus als jeweils nur ein Merkmal aufzufassen.

4) Auffällig (wenngleich die Indexdifferenzen hier nicht mehr sehr niedrig sind) ist ein gewisser Zusammenhang von Hüllblatt, Griffel und Außenpappus mit den Farbmerkmalen, wie auch untereinander. Abb. 17 stellt diese Beziehung dar. Gerade wegen der Wechselseitigkeit der Relationen könnte es sein, daß hier die Statistik ein komplexes Anhängigkeitsverhältnis erfaßt hat.

5) Ausgesprochen hohe Unterschiede weisen die beiden Filamentcharakteristika zu allen übrigen Merkmalen auf. Ähnlich, wenn auch nicht ganz so krass, sieht es mit den Werten der Kronröhrenlänge der Scheibenblüten aus. Auch hier sind die Indexdifferenzen zu allen übrigen Merkmalen recht hoch.

Diese hohen Zahlen könnten vielleicht zum Teil auch darauf zurückzuführen sein, daß die Ausbildung dieser drei Merkmale nicht allein genetisch fixiert ist, sondern auch stark von Umweltfaktoren beeinflußt wird, und deshalb eine besondere hohe Variabilität aufweist.

Abb. 16: Schema der statistischen Merkmalskorrelationen

Eingetragen sind die Summen der Indexdifferenzen bei den jeweiligen Merkmalspaaren.

Ausgewertet wurden die Pflanzen E 3 bis E 66, d.h. die Populationen 1, 2 und die vordere (südliche) Hälfte von 3.

	B	Hb	Hb F	Rbl	Rbl/Sch	Rbl F	Sch	Sch Δ	Sch F	Anth F	Fil n	Fil L	Gr	Ap/Ach	Ap Z	Ip L	Ip B
B		18	21	29	26	16	29	28	20	24	30	40	24	22	20	24	24
Hb			15	21	23	21	28	25	15	23	37	30	17	15	15	24	27
Hb F				21	20	15	31	22	10	12	34	28	17	13	13	23	22
Rbl					19	26	40	28	24	27	43	33	23	22	18	27	30
Rbl/Schb						24	36	22	23	24	36	33	23	26	18	29	29
Rbl F							29	22	4	23	36	40	17	18	22	22	21
Sch								28	30	32	42	44	30	30	28	32	34
Sch Δ									20	20	37	28	18	23	20	30	31
Sch F										11	32	34	16	14	16	20	20
Anth F											31	35	17	15	15	22	23
Fil n												34	37	28	27	35	34
Fil L													33	25	25	38	38
Gr														16	16	28	26
Ap/Ach															12	18	22
Ap Z																18	22
Ip L																	14
Ip B																	

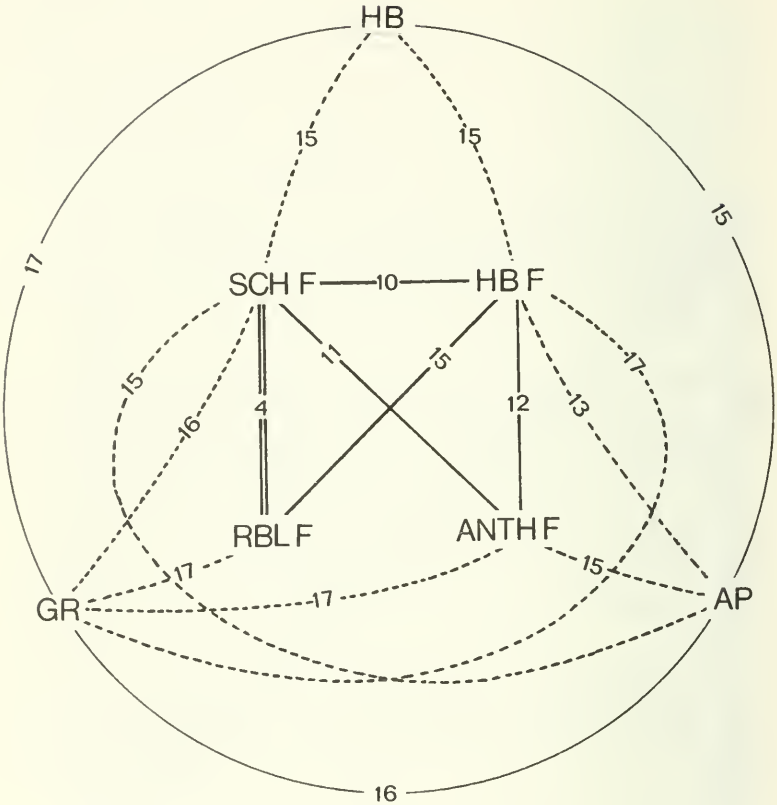


Abb. 17: Schema einer möglichen Korrelation zwischen Hüllblatt, Griffel und Außenpappus mit den Farbmerkmalen. (Erklärung im Text S. 174)

Streuung der Merkmale

Im Anhang sind sechs Diagramme wiedergegeben, die in Form von Merkmalsprofilen die Streuung der Einzelmerkmale darstellen sollen. Die Ziffern in der Abszisse bedeuten den Hybridindex; in der Senkrechten sind die einzelnen Merkmale übereinandergereiht. Die Darstellung beruht auf denselben 12 Werten, wie sie auch für das Hybridindex-Diagramm verwendet wurden. Jeder der dort abgebildeten Säulen entspricht hier eine Seite mit zwölf Merkmalsprofilen. Die Reihenfolge der Pflanzen - verkörpert durch einen Strich, der bis zum betreffenden Indexwert ausgezogen ist - ist dieselbe wie im Hybrid-Diagramm und bleibt für jedes Merkmal gleich.

Das Schaubild für die Reihe "O" zeigt eine nur sehr geringe Streuung. Man könnte von lauter reinen ornata-Pflanzen sprechen, da kein einziges Merkmal wesentlich über die Variabilitätsgrenze hinausgeht. Zumindest ist der Einfluß der Introgression so gering, daß er nicht mit Sicherheit festzustellen ist.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Pflanzen im Indexbereich 3. Hier ist E 45 der einzige reine cephalariifolia-Vertreter. Alle übrigen Pflanzen sind in den Filamentmerkmalen mehr oder weniger stark verändert. Die Frage, ob es sich dabei ausschließlich um gene-flow von C. ornata her handelt, wurde bereits im Vorhergehenden erörtert. E 85 zeigt darüber hinaus einen stark hybridogenen Innenpappus.

Bei den ornata-ähnlichen Hybriden (Diagramm mit dem Indexwert 0,5) liegen - wie nicht anders zu erwarten - die meisten Werte recht einheitlich zwischen 0 und 1. Die größte Streuung tritt hier bei Griffel sowie beim Innenpappus auf. Hier gibt es eine Pflanzen (E 47), die äußerlich wie eine reine C. ornata aussieht (lediglich der Außenpappus wiest in seiner Länge leichten Hybridcharakter auf), aber einen vollständig cephalariifolia-artigen Innenpappus besitzt.

Bei den entsprechenden cephalariifolia-ähnlichen Bastarden (2,0 und 2,5) ist die Streuung wiederum wesentlich stärker. Sie betrifft vor allem die Randblüten, Scheibenblüten und erneut die Filamente. Auch die Innenpappusausbildung variiert ziemlich stark, jedoch ist kein analog extremer Vertreter zu finden wie E 47.

Ein Blick auf die Schaubilder der intermediären Bastarde (1,0 und 1,5) zeigt uns, daß die Hybriden nicht mosaikartig aus einem Teil ornata- und einem anderen Teil cephalariifolia-Merkmale

zusammengesetzt sind, sondern fast ausschließlich aus einer Mischung von ornata- und intermediären Merkmalen. Dies gilt - wenn auch nicht so ausgeprägt und auffällig - im Wesentlichen auch für die übrigen Bastarde. Fast immer handelt es sich um ornata/intermediäre oder um cephalariifolia/intermediäre Hybriden. Dies bekräftigt noch einmal die weiter oben getroffene Feststellung von der Multigenie aller Merkmale: Nur dann, wenn die Gene, die ein Merkmal steuern, zahlreich und auf verschiedene Chromosomen verteilt sind, bedeutet die durch Bastardierung erfolgte "Zufuhr" von auch nur einem oder wenigen neuen Chromosomen die Veränderung einer ganzen Anzahl von Merkmalen.

Ausnahmen von dieser Art der Merkmalsverteilung wurden bereits in den vorhergehenden Streudiagrammen festgestellt. Ein Blick auf die Merkmalsliste (s. Anhang) zeigt, daß sie vor allem die Filamente (E 30, 51, 54, 56, 61, 64, 73, 74, 80, 84 und 85) betreffen; weniger häufig die Scheibenblüten, und zwar vor allem die Länge der Kronröhren (L_F) zu den Kronzipfeln (L_K): E 53, 56, 58 und 82, seltener die Asymmetrie der Kronzipfel (E 53). In einigen wenigen Fällen liegen auch die Randblüten (E 57, 61 und 62), der Innenpappus (E 47, 76), der Griffel (E 77) und die Länge des Außenpappus (E 61) gegenüber den restlichen Merkmalen im anderen Extrem.

Ob diese Ausnahmen, vor allem die häufigeren, auf eine geringere Multigenie der betreffenden Merkmale hindeuten, kann mit dem vorhandenen Material und der gewählten Methodik nicht geklärt werden. Die bereits erwähnte Möglichkeit, daß die Ausbildung der Filamenthaare und der Kronröhrenlänge auch außergenetischen Einflüssen unterliegt, muß nach wie vor offen bleiben.

Die Verteilung der Merkmale liegt bei den 1,5-Bastarden ziemlich einheitlich zwischen den Hybridwerten 1 und 2; der Großteil der 1,0-Bastarde ist demgegenüber viel stärker zwischen 0 und 2 gestreut. Zusammen mit der starken Merkmalsstreuung bei den cephalariifolia-ähnlichen Bastarden ist dies noch einmal ein Indiz dafür, daß C. ornata der die Hybridisierung intensiver beeinflussende Partner ist.

Abgrenzung von C. cephalariifolia WILLK. gegen C. scabiosa L.

Bereits in der Einleitung wurde erwähnt, daß SENNEN und PAU Bastarde, die den von uns untersuchten völlig entsprechen (sowohl, was die Morphologie, als auch, was das Areal betrifft)

als Hybriden von C. ornata und C. scabiosa aufgefaßt haben (1).

Das Verbreitungsgebiet in Spanien erstreckt sich für C. cephalariifolia auf Ost-Spanien, für C. scabiosa von Zentralspanien nach Norden (vgl. Flora Europaea, IV, 267). Die Blütenfarbe von C. cephalariifolia wird in Flora Europaea mit "pinkish orange" angegeben, was stark in die Richtung der Blütenfarbe einer Reihe unserer Bastarde weist. Somit liegen für den Rahmen unserer Arbeit drei Gründe vor, die Grenze zwischen C. scabiosa und C. cephalariifolia genauer zu untersuchen.

1) Morphologische Unterschiede

Nach Flora Europaea unterscheidet sich C. cephalariifolia von C. scabiosa durch geringere Höhe und sparsamere Verzweigung; vor allem aber durch breitere Hüllblätter, die nur sehr kurze Anhängsel besitzen, sowie durch die bereits erwähnte eigenartige Blütenfarbe.

Es ist anzunehmen, daß die Angaben über Höhe und Verzweigung von den etwas dürftig entwickelten Typus-Exemplaren WILLKOMMs beeinflußt wurden. (Das Exemplar von Daroca ist 35 - 45 cm hoch und zweiköpfig; das von Molina de Aragon - in 1200 m Höhe gesammelt - 26 cm hoch und einköpfig!) Unter guten Wachstumsbedingungen bleibt C. cephalariifolia in diesen beiden Merkmalen keineswegs hinter C. scabiosa zurück. Dies zeigen sowohl die kultivierten als auch die an entsprechend günstigen Standorten gesammelten Pflanzen.

Die beschriebene Blütenfarbe konnte von uns an keiner auch nur einigermaßen cephalariifolia-ähnlichen Pflanze bestätigt werden. Nach allem, was über die Bastard-Blütenfarben und die Reichweite des Einflusses der ornata-Farbe gesagt wurde, muß in Flora Europaea zur Charakterisierung von C. cephalariifolia Hybridmaterial mit herangezogen worden sein.

Bei den Syntypen WILLKOMMs handelt es sich jedoch keinesfalls um Hybriden. Die Blütenfarbe ist hier natürlich nicht mehr festzustellen. Die Blätter weisen zwar Kugeldrüsen auf, aber es wurde bereits betont, daß dieser Umstand für sich allein nicht als Hybridmerkmal gewertet werden darf (vgl. S. 141). In allen

---

(1) Dazu wurden untersucht:
Miranda de Ebro, Elias, 1914
Calatayud, Vicioso, 1910

übrigen Merkmalen liegen die beiden Syntypen jedoch völlig innerhalb des cephalariifolia-Bereichs der Tabelle von S. 156. (Eine unbedeutende Ausnahme bildet lediglich die Länge der Filamenthaare des Exemplars von Molina de Aragon.) Dabei wurde diese Tabelle zunächst erstellt, ohne das Material WILLKOMMs miteinzubeziehen.

Hier die Meßwerte der Merkmale der Typus-Pflanzen:

Blatt:	keine Basalblätter vorhanden	
Hb: L_A/L_U	2,8 / 6,2 mm	3,2 / 8,4 mm
Hb-F	schwarz	schwarz
Randbl. $l_R x b_R$	7,5-8 x 1 mm	8-9 x 1,2-1,8 mm
Rbl / Schbl	29-31 / 22-23 mm	31 / 26 mm
Schbl l_F/l_K	10,5 / 5,2 mm	11,5 / 6 mm
Schbl	0,7 mm	0,7 mm
Fil n/mm	50	45
Fil Haarlänge	200-300 µm	wenig über 200 µm
Grif L_H/L_G	1,5-1,7 / 0,9 mm	1,9 / 1,3 mm
Ap/Ach	4-4,5 / 6 mm	4-5 / 6,5 mm
Ap-Zähne	weit abstehend	weit abstehend
Ip L x B	0,8 x 0,1-0,12 mm	0,6 x 0,07-0,1 mm
Achäne	dunkelbraun gefarbt,	da noch nicht ganz reif
	Daroca	Molina de Aragon

So ist es sicher ausgeschlossen, C. cephalariifolia als eine von C. ornata introgressiv beeinflußte C. scabiosa aufzufassen.

Wie grenzt nun WILLKOMM selbst seine Art ab?
Nach seinen Angaben (1851, S. 763) ist sie durch kleinere Köpfchen, ein eiförmiges und nicht kugeliges Involucrum, viel größere und weniger breit gerandete Hüllblätter mit kurzen Anhängseln, durch kürzere Randblüten, dunkelgraubraune Achänen, einfarbige - nicht rötlich überlaufene - Pappusborsten, sowie eine andere Blattgestalt von C. scabiosa "bene distincta".

Von diesen Merkmalen sind diejenigen, die sich auf Köpfchen und Blüten beziehen, bei mehr Vergleichsmaterial auf keinen Fall aufrechtzuerhalten. Die Farbunterschiede von Achäne und Pappus haben ihre Ursache im unterschiedlichen Reifezustand des von ihm gewerteten Materials. Reife Achänen sind bei beiden Arten einheitlich schwarz. (Allenfalls sind die Achänen von C. scabiosa etwas schmäler und kleiner und nicht so gleichmäßig oval wie gut ausgebildete cephalariifolia-Achänen; die Übergänge

sind jedoch viel zu fließend, als daß man diese Merkmale verwerten könnte.) Ebenso sind die Pappusborsten bei beiden Arten nur an den jungen Achänen violett überlaufen, während sie im Alter ausbleichen bzw. gleichmäßig bräunlich werden (vgl. S. 152).

Die Unterschiede konzentrieren sich damit auf die Ausbildung der Blätter und Hüllblätter.
Hierbei sind, wie Abb. 24 a-c verglichen mit Abb. 4 (S. 139) zeigt, die Blätter der mitteleuropäischen C. scabiosa-Vertreter nur graduell von C. cephalariifolia verschieden. Zwar sind die Fiederabschnitte der unteren Stengelblätter meist deutlich schmäler und weniger stark gebuchtet oder gelappt. Da jedoch auch bei C. cephalariifolia ganzrandige Fiederabschnitte vorkommen können, und andererseits auch manche C. scabiosa-Formen (v.a. solche, die zu C. alpestris HEGETSCHWEILER überleiten) ziemlich ovale Fiederabschnitte besitzen können, ist dieser Unterschied nur schwer erfaßbar.

Die Syntypen WILLKOMMs geben leider wenig Aufschluß über die Gestalt der unteren Stengelblätter. WILLKOMM selbst beschreibt sie auch lakonisch als "Fere destituta et dente bastiarum valde mutilata"(S. 762).

Deutlicher liegen die Verhältnisse bei der Ausgestaltung der Hüllblätter. So besitzen die mitteleuropäischen Formen von C. scabiosa tatsächlich wesentlich schmälere Hüllblätter, als sie bei C. cephalariifolia auftreten. Dadurch ist natürlich auch ihre größere Anzahl pro Köpfchen gegeben.

Auch sind die Anhängsel von C. scabiosa in Mitteleuropa wesentlich größer als die von C. cephalariifolia: Man vergleiche Abb. 19 a (gehört schon in die Nähe von C. alpestris HEG.) mit Abb. 6 (S. 142).

Ein weiteres gutes Unterscheidungsmerkmal, das weder von Flora Europaea noch von WILLKOMM erwähnt wird, stellt der Innenpappus dar. Seine Schuppen sind bei C. scabiosa deutlich kürzer und schmäler als bei C. cephalariifolia. Eine Zusammenstellung von Formen gibt Abb. 20 wieder.

2) Die Stellung der südfranzösischen und spanischen Formen von C. "scabiosa"

In den letzten drei Abbildungen fällt auf, daß die jeweils zugeordneten südfranzösischen bzw. spanischen Exemplare von den übrigen C. scabiosa-Vertretern deutlich abweichen. So ist das

Stengelblatt von Abb. 18 d nahezu identisch mit dem unteren Stengelblatt von Abb. 4 (C. cephalariifolia). Die beiden rechten Hüllblätter in Abb. 19 unterscheiden sich kaum von einem typischen cephalariifolia-Hüllblatt. Und auch die Innenpappus-Schuppen der abgebildeten südfranzösischen und spanischen Exemplare sind ebenso groß, wenn nicht sogar größer als die des Vergleichsmaterials von C. cephalariifolia.

Es sind also weder die südfranzösischen, noch die beiden spanischen Belege:

San Jeronima (Montserrat), Merxmüller & Grau,1966
Tivisa (Tortosa), Grau & Kummer, 1976

morphologisch von C. cephalariifolia zu trennen.

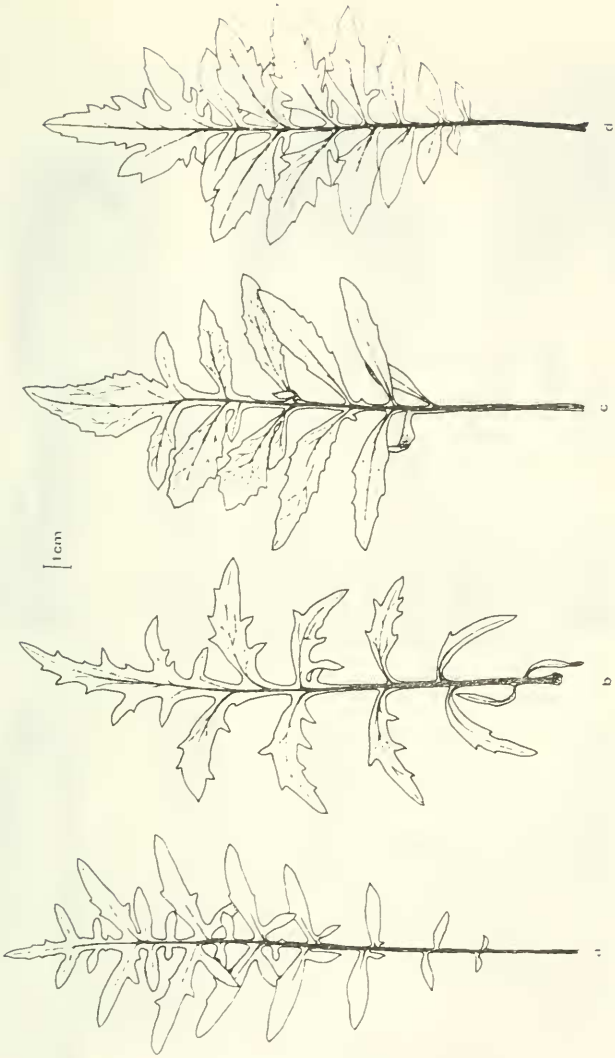
3) Chromosomenzählung und Verbreitung

Nachdem eine klare morphologische Abgrenzung von C. cephalariifolia von gewissen spanischen und südfranzösischen Formen unmöglich ist, könnte man an eine Unterscheidung mit Hilfe der Chromosomenzahlen denken. C. cephalariifolia besitzt ja 2n = 40, C. scabiosa normalerweise nur 2n = 20 Chromosomen, wenngleich C. GARDOU einige tri- und tetraploide Ausnahmen für Frankreich erwähnt (vgl. DAMBOLDT und MATTHÄS, 1975, S. 112).

---

(1) Das Exemplar vom Montserrat sieht habituell C. cephalariifolia sehr ähnlich, jedoch liegt der Fundort schon ziemlich abseits des sonstigen Areals von C. cephalariifolia (vgl. Abb. 1). Bei den in der Umgebung von Tivisa gesammelten Pflanzen sind es dagegen vor allem die Blätter mit ihren länglich-ovalen Fiedern, der schmalen Fiederbasis und der ebenfalls sehr schmalen Blattrhachis, was an gewisse Formen von C. scabiosa erinnert.

Abb. 18: Basale Stengelblätter von C. scabiosa L.
a) Berlin-Lübars, U. Matthäs, 1973; 2n = 20.
b) Saarbrücken: bei Fechingen, Ruppert,1915
c) Murnauer Moos, (Buttler,1976)
d) Caussolls (Frankreich: Dep. Alpes Maritimes), Merxmüller & Wiedmann, 1962.


1cm
a
b
c
d

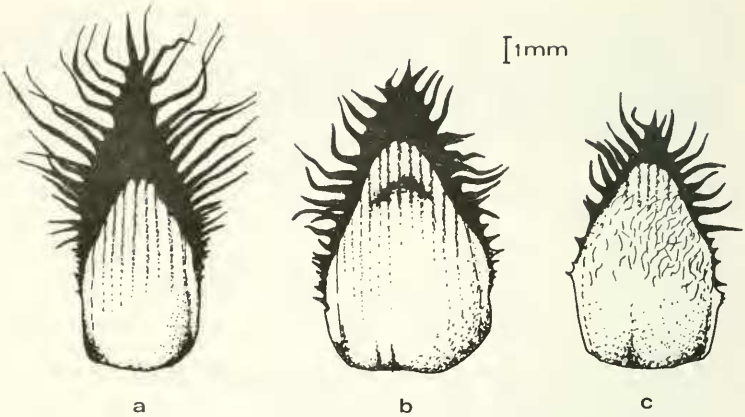
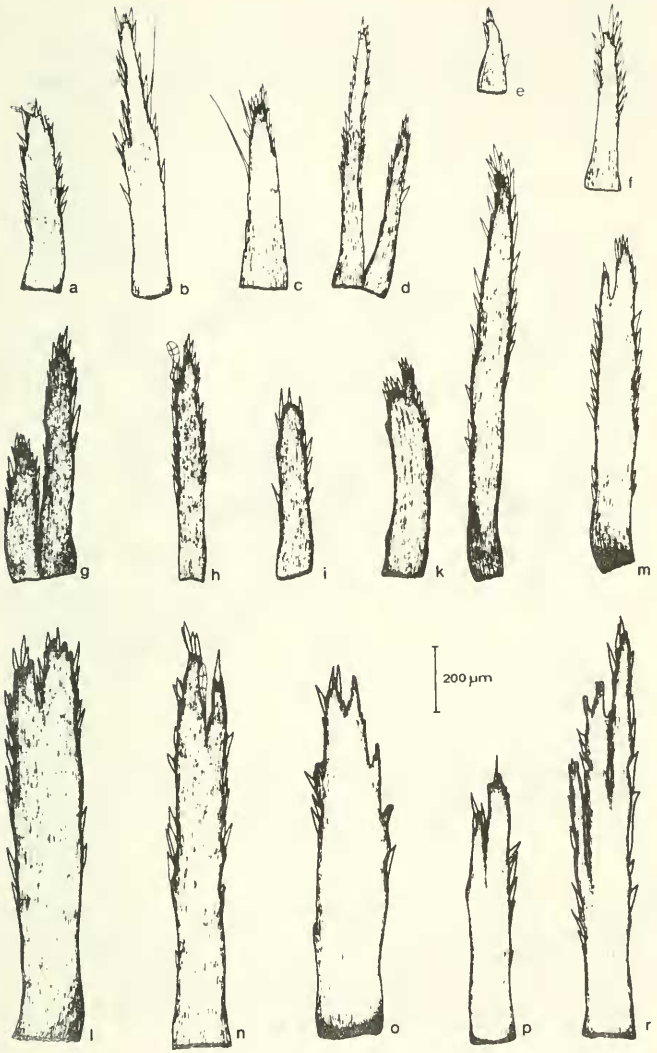


Abb. 19: Mittlere Hüllblätter von C. scabiosa

a) Bad Tölz, Zollitsch, 1963
b) Grasse (Alpes Maritimes), Roessler, 1962
c) Ribiers (Hautes Alpes), Gavelle, 1962

Abb. 20: Innenpappus-Schuppen von C. scabiosa

a) Mjölby (Schweden
b) Heilshoop (Schl-Holst.)
c) Berlin-Lübars
d) Murnauer Moos
e) Bad Tölz
f) Allach
g) Alba (Italien)
h) Le Puy (Frankreich)
i) Ribiers (Frankreich)
k) Manosque (Frankreich)
l) Grasse (Frankreich)
m) Montserrat (Spanien)
n) Tortosa (Spanien)
o - r) C. cephalariifolia zum Vergleich.


a
b
c
d
e
f
g
h
i
k
m
200 µm
l
n
o
p
r

Die Zählung der Pflanzen von Tivisa ergab 2n = 40. Die übrigen fraglichen Pflanzen konnten fast alle nicht direkt gezählt werden (nur 2n = 20 für das Exemplar von Le Puy beruht noch auf Zählung), da nur zu altes Herbarmaterial bzw. unreife Achänen vorhanden waren. Die Chromosomenzahl konnte jedoch ziemlich gut auf indirekte Weise aus der Größe der Spaltöffnungen erschlossen werden.

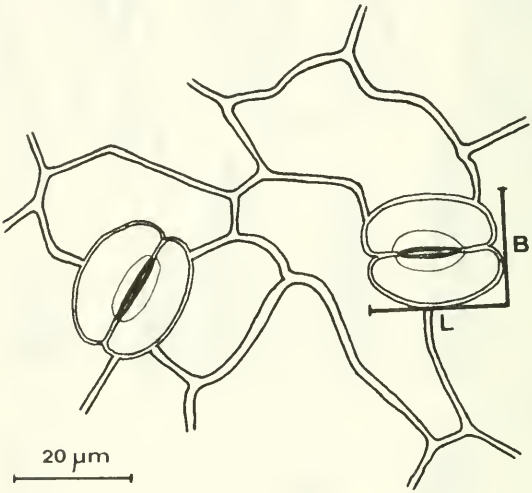


Abb. 21: Ausschnitt aus der unteren Blattepidermis von C. scabiosa L. (Berlin Lübars, 2n = 20)

Abb. 22: Verbreitung von C. scabiosa (s.l.) in Südfrankreich und Nachbargebieten.

Fundort mit "?": Chromosomenzahl konnte nicht (weder direkt noch indirekt) festgestellt werden.

LE PUY
GAP
ALBA
RIBIERS
TENDE
MANOSQUE
CAUSSOLS
GRASSE
MONTSERRAT
TORTOSA
C. scabiosa
● 2n:40
○ 2n:20

An Exemplaren mit bekannter Chromosomenzahl wurde die Größe der Spaltöffnungen in abgebildeter Weise gemessen. Es zeigte sich, daß die Werte für diploide Pflanzen recht einheitlich bei 25 x 20 µm liegen, für tetraploide dagegen bei 40-45 x 25-30 µm. Auf Grund dieses sehr deutlichen Unterschiedes konnte auf die Chromosomenzahl mit ziemlicher Sicherheit geschlossen werden. In einigen Fällen lagen die Messungen genau zwischen den di- und tetraploiden Werten, so daß hier über die vermutliche Chromosomenzahl keine Aussage gemacht werden kann. Die Ergebnisse gibt die Verbreitungskarte in Abb. 22 wieder. Es kommen also in Nordost-Spanien und in den französischen Alpen Formen von C. "scabiosa" vor, die nicht nur wie C. cephalariifolia aussehen, sondern zudem noch tetraploid sind.

4) Scatter Diagramm

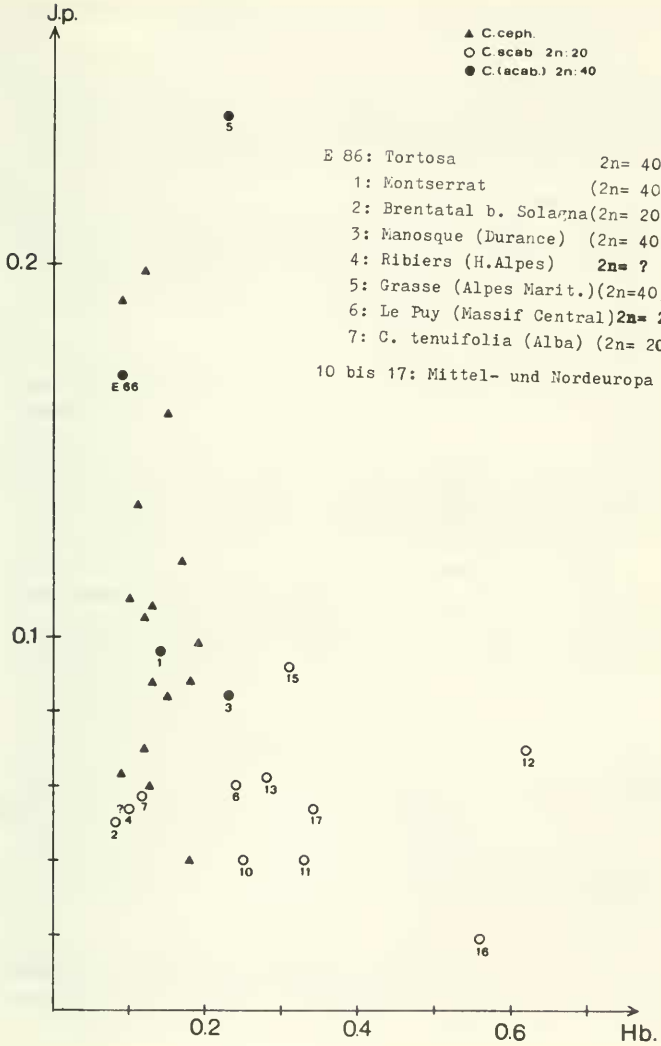
Die drei wichtigsten Merkmale: Hüllblatt, Innenpappus und Chromosomenzahl sind in Abb. 23 in Form eines Scatter-Diagramms zusammengestellt.

Obwohl die Grenze zwischen C. cephalariifolia und C. scabiosa auch hier nicht scharf zu ziehen ist, sondern beide Arten ineinander übergehen, so zeichnen sich in diesem Diagramm doch zwei Linien oder Richtungen ab: eine Waagerechte etwa in Höhe 0,06 und eine Senkrechte bei 0,2. Dadurch werden zwei "Artfelder" gegeneinander abgegrenzt: ein Streifen parallel zur Ordinate, der die Werte für C. cephalariifolia enthält, und ein zweites Feld in Nähe der Abszisse, das aus den Werten der diploiden C. scabiosa besteht.

Die Übereinstimmung der wahrscheinlich tetraploiden Formen von C. scabiosa mit C. cephalariifolia ist auffällig: ihre Werte liegen innerhalb des cephalariifolia-Feldes oder stehen doch wenigstens in engstem Zusammenhang damit. Will man also C. cephalariifolia WILLK. als eigene Sippe - in welchem Rang auch immer - beibehalten, so muß man in sie die tetraploiden und habituell nicht unterscheidbaren nordostspanischen und südfranzösischen Formen miteinbeziehen.

Abb. 23: Scatter-Diagramm für die Hüllblatt- und Innenpappuswerte von C. scabiosa und C. cephalariifolia.

Hb: Fläche des Anhängsel / Fläche des Unterblattes
Ip: Länge x Breite der Innenpappus-Schuppen
(Indirekt ermittelte Chromosomen-Zahlen in Klammern)


J.p.
▲ C.ceph.
○ C.scab. 2n:20
● C.(scab.) 2n:40
E 86: Tortosa 2n= 40
1: Montserrat (2n= 40)
2: Brentatal b. Solagna (2n= 20)
3: Manosque (Durance) (2n= 40)
4: Ribiers (H.Alpes) 2n= ?
5: Grasse (Alpes Marit.) (2n=40)
6: Le Puy (Massif Central) 2n= 20
7: C. tenuifolia (Alba) (2n= 20)
10 bis 17: Mittel- und Nordeuropa
0.2
0.1
0.2
0.4
0.6
Hb.
E 86
5
1
3
15
12
6
13
7
4
2
17
10
11
16

Ob dann in Spanien daneben noch eine morphologisch getrennte, diploide C. scabiosa existiert, erscheint fraglich.

Zusammenfassende Diskussion

Nachdem die Einzelheiten bereits im jeweiligen Zusammenhang ausführlich diskutiert worden sind, werden hier nur die wichtigsten Ergebnisse noch einmal zusammengestellt.

1) Im Untersuchungsgebiet wurden nur tetraploide Formen (2n = 40) von C. ornata gefunden. Auch die Bastarde erwiesen sich als durchwegs tetraploid. Ob in der Natur auch diploide Exemplare von C. ornata mit C. cephalariifolia bastardieren, muß auf Grund der Chromosomenzahl von C. cephalariifolia (grundsätzlich 2n = 40) als unwahrscheinlich gelten.

2) C. cephalariifolia und C. ornata sind in ihren Standorts-Ansprüchen deutlich verschieden. C. ornata bevorzugt trockene, steinige Habitate und ist häufig an Weg- oder Straßenrändern zu finden. C. cephalariifolia wächst mit Vorliebe in Getreidefeldern oder an grasigen Plätzen. Im Gebiet westlich von Teruel bieten die mageren Terassenfelder der montanen Region für beide Arten ökologische Nischen in solch unmittelbarer Nähe zueinander, daß Bastardierung ungehindert möglich ist.

3) Zur Unterscheidung beider Arten wurde eine Liste von 17 diakritischen Merkmalen erstellt. Will man diese Merkmale im Hinblick auf ihre praktische Anwendbarkeit werten, so gilt: Hüllblattanhängsel (Länge wie Farbe), Größe der Randblüten-Kronzipfel, Länge von Rand- und Scheibenblüten, Asymmetrie der Scheibenblüten-Kronzipfel, Länge des Außenpappus und Größe der Innenpappus-Schuppen (mit etwas Mühe auch die Zähne der Außenpappus-Borsten) sind sichere Merkmale, die jederzeit auch an Herbarmaterial festgestellt werden können. Die übrigen Merkmale sind schwieriger zu werten; sie sollten am besten nur an Material untersucht werden, das unter gleichen Bedingungen gewachsen ist, bzw. bei dem sämtliche Reifungszustände überprüfbar sind. Die Ausbildung der Filamenthaare unterliegt möglicherweise einer zu großen, von Umweltfaktoren abhängigen Variabilität.

4) Mit Hilfe der Hybridindex-Methode erhält man einen guten Überblick über Art und Ausmaß der Hybridisierung. Es zeigte sich, daß sie die ganze Breite von äußerlich ornata-artigen Pflanzen, über mehr oder weniger intermediäre Formen bis hin zu

cephalariifolia-ähnlichen Exemplaren umfaßt.

5) Die große Anzahl von Bastarden mit niedrigem Hybridwert (der Index "0" wurde für C. ornata verwendet), die größere Streuung der Merkmale im cephalariifolia-Bereich und das gehäufte Auftreten der Hybriden in C. ornata - Populationen lassen den Schluß zu, daß C. ornata derjenige Kreuzungspartner ist, der die Hybridisierung stärker beeinflußt.

6) Es wurde ein Bastard gefunden, der eine täuschende Ähnlichkeit mit C. collina L. besitzt. Hieraus kann indessen nicht auf eine - zumindest gleichartige - hybridogene Entstehung von C. collina geschlossen werden, da diese durch ihre Chromosomenzahl (2n = 60 bzw. 20) klar unterschieden ist.

7) Der Hybridcharakter von zwei rot blühenden Exemplaren von St. Elena bzw. Toledo, die im Staatsherbar unter C. ornata - Bastarden geführt wurden, konnte nicht bestätigt werden. Wahrscheinlich handelt es sich hier um rote Varianten von C. ornata.

8) Es konnten so gut wie keine strikten Korrelationen zwischen den Merkmalen nachgewiesen werden. Korreliert sind lediglich die Farben von Rand- und Scheibenblüten, die man vielleicht besser als ein Merkmal: Blütenfarbe werten sollte.
Ein weiterer Zusammenhang besteht zwischen Blütenfarbe und den übrigen Farbmerkmalen, doch handelt es sich hier lediglich um eine statistische Korrelation.
Eine gewisse vage Beziehung besteht zwischen den Farbmerkmalen und der Ausbildung von Hüllblatt, Griffel und Außenpappus.
Aus der Tatsache der mangelnden Korrelation kann die Multigenie der Merkmale gefolgert werden.

9) Zur Artabgrenzung zwischen C. cephalariifolia und C. scabiosa eignen sich vor allem Hüllblatt-Breite und Größe der Anhängsel, sowie die Größe der Innenpappus-Schuppen.
Alle untersuchten Pflanzen, die in diesen Merkmalen von C. cephalariifolia abwichen, waren diploid (2n = 20). Tetraploide Formen aus Südfrankreich und Nordspanien, die bisher als C. "scabiosa" geführt wurden, sind dagegen von C. cephalariifolia nicht unterscheidbar. Man wird sie folglich in diese Art einbeziehen müssen. Das Areal von C. cephalariifolia dehnt sich damit auf Südfrankreich aus.

Literaturverzeichnis

ANDERSON, E. (1949): Introgressive Hybridization. New York & London.

DAMBOLDT, J. & MELZHEIMER, V. (1974): Über einige Centaurea-Arten (Asteraceae) der Athos-Halbinsel. Bot. Jahrb. Syst., 94: 383-390.

DAMBOLDT, J. & MATTHÄS, U. (1975): Chromosomenzahlen einiger mediterraner und mitteleuropäischer Centaurea-Arten (Asteraceae). Plant. Syst. Evol. 123: 107-115.

DAVIS, P. H. & HEYWOOD, V. H. (1963): Principles of Angiosperm Taxonomy. Edinburgh & London.

DE CANDOLLE, P. (1837): Prodromus systematis naturalis, pars VI. Paris.

DITTRICH, M. (1966): Karpologische Untersuchungen zur Systematik von Centaureae und verwandten Gattungen. Bot. Jahrb. 88: 70-162.

DOSTAL, J. (1976): 138. Centaurea in Fl. Eur. Vol. IV, 254 ff. Cambridge.

ELKINGTON, T. T., & MIDDLEFELL, L. C. (1972): Population variation within Centaureae nigra L. in the Sheffield region. Watsonia 9: 109-116.

FERNANDEZ-MORALES, M. J. & GARDOU, C. (1975): Caryosystematic Study of some Species of the Genus Centaureae L. in the Western Mediterranean Bassin. In: European Floristic and Taxonomic Studies. Conference Report (Botanical Society of the British Isles), 62-69.

GUINOCHET, M. (1957): Contribution à l'étude caryologique de genre Centaureae L. sens. lat. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord, 48: 282-300.

HANELT, P. (1963): Monographische Übersicht der Gattung Carthamus L. (Compositae), Feddes Repert., 67: 41-180.

HAYEK, A. v. (1901): Die Centaureen Österreich-Ungarns. Wien.

HESS, LANDOLT, HIRZEL (1972): Flora der Schweiz, 3, Basel.

HIRSCH, E. (1974): Vergleichende Untersuchungen von Bastardpopulationen der Gattung Centaurea L., Untergattung Jacea CASS., Sektion Jacea HAYEK. Unveröff. Zulassungsarbeit, München.

HOFFMANN, O. (1897): Compositae in: ENGLER & PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, IV. Leipzig.

KÄSTNER, A. (1972): Blattepidermis-Strukturen bei Carlina. Flora 161: 225-255.

KORNERUP, A. & WANSCHER, J. H. (1967): Methuen Handbook of Colour. London.

KRUSE, J. & MEUSEL, H. (1972): Zur Blattfolge und Blattbildung einiger Cynareen-Gattungen. Feddes Repert., 83: 289-308.

MARSDEN-JONES, E.M. & TURRILL, W.B. (1937): Genetical Studies in Centaurea scabiosa L. and Centaurea collina L. Journal of Genetics, 34: 487-495.

-- -- (1954): British Knapweeds. A Study in Synthetic Taxonomy. London.

MATTHÄS, U. (1976): Zur Cytotaxonomie von Centaurea subciliaris BOISS. & HELDR. Bot. Jahrb. 95: 418-434.

MEUSEL, H. & KÄSTNER, A. (1972): Übersicht zur systematischen Gliederung der Gattung Carlina. Feddes Repert., 83: 213-232.

MÜLLER, H. (1873): Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig.

SOLBRIG, O.T. (1970): Principles and Methods of Plant Biosystematics. London.

STUESSY, IRVING, ELLISON (1973): Hybridization and Evolution in Picradeniopsis (Compositae). Brittonia, 25: 40-56.

WAGENITZ, G. (1972): Beiträge zur Kenntnis der Gattung Centaurea L. Willdenowia 6: 479-508.

WILLKOMM, M. (1851): Sertum Florae Hispanicae. Flora 34: 755 ff (v.a. 762-763).

-- (1870): Prodromus Florae Hispanicae, II. Stuttgart.

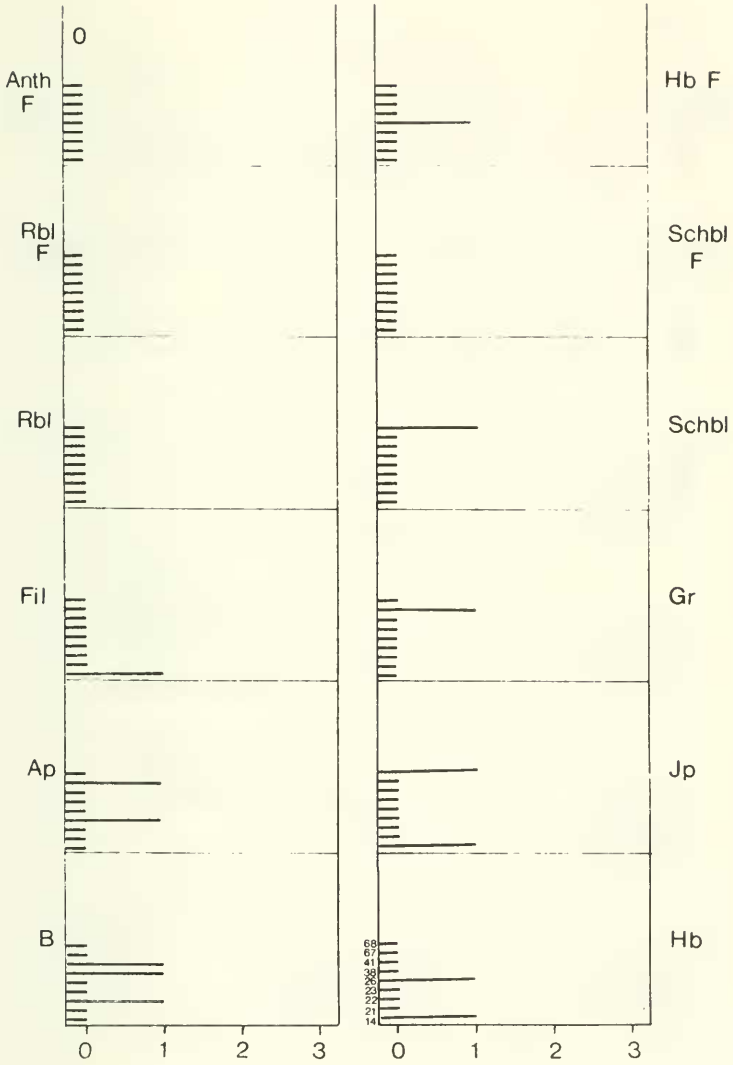
-- (1893): Supplementum Prodromi. Stuttgart.

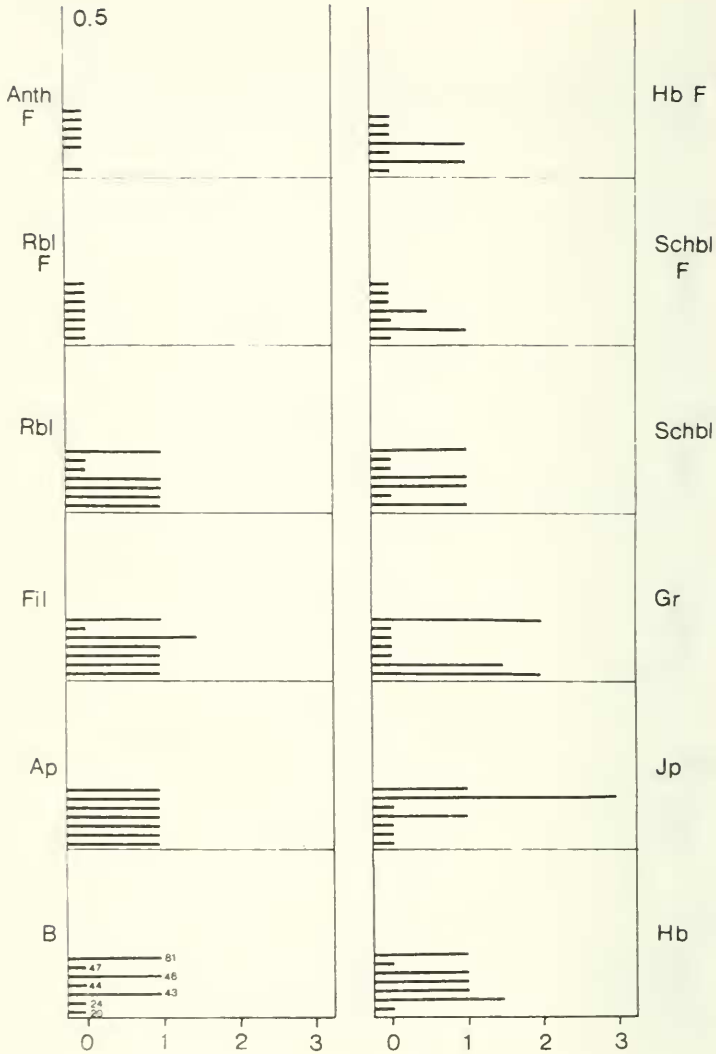
WINDLER, D.R. & WOFFORD, B.E. & BIERNER, M.W. (1976): Evidence of Natural Hybridization between Mimulus ringens and Mimulus alatus (Scrophulariaceae). Rhodora, 78: 641-649.

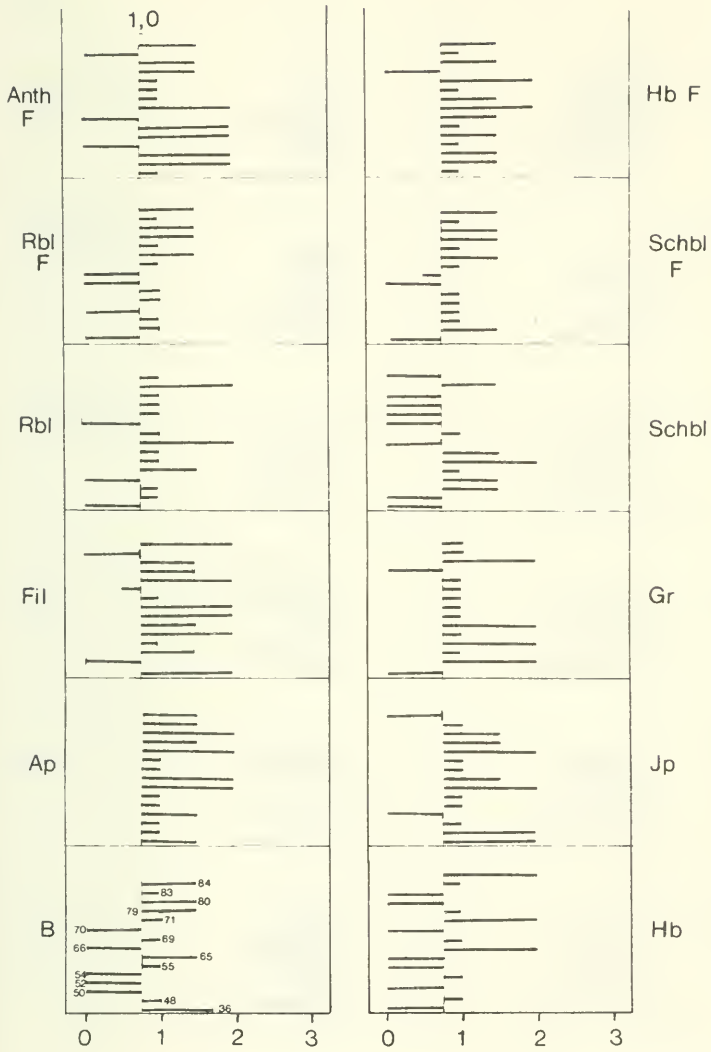
Anhang

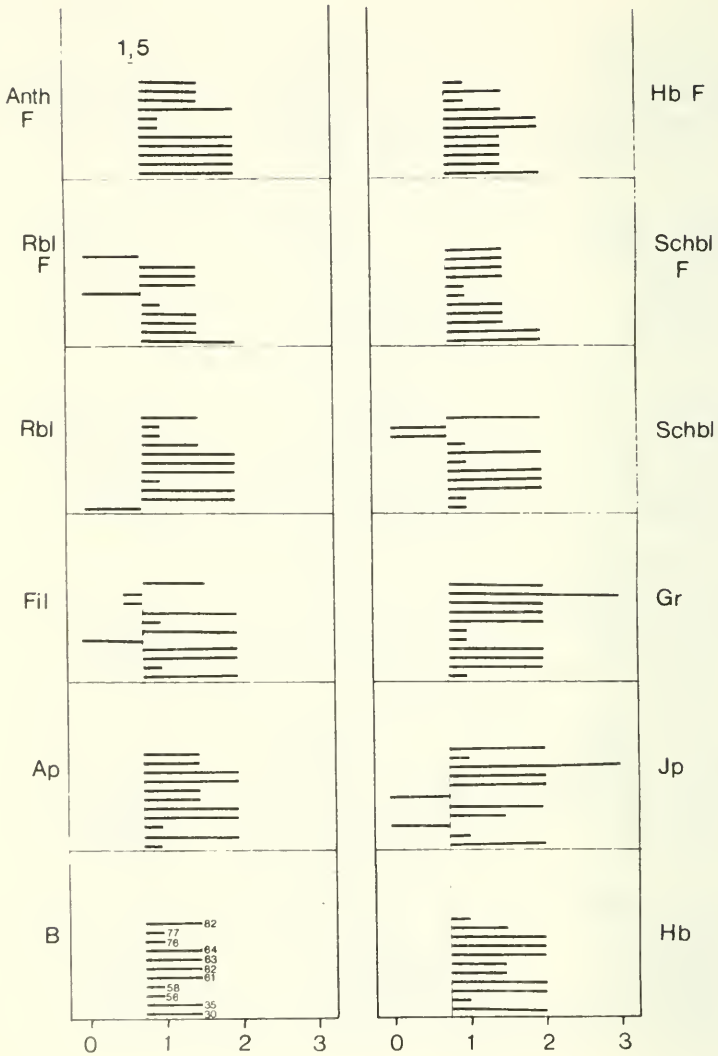
1) Sechs Streu-Diagramme (in der Reihenfolge von 0 bis 3, 0)

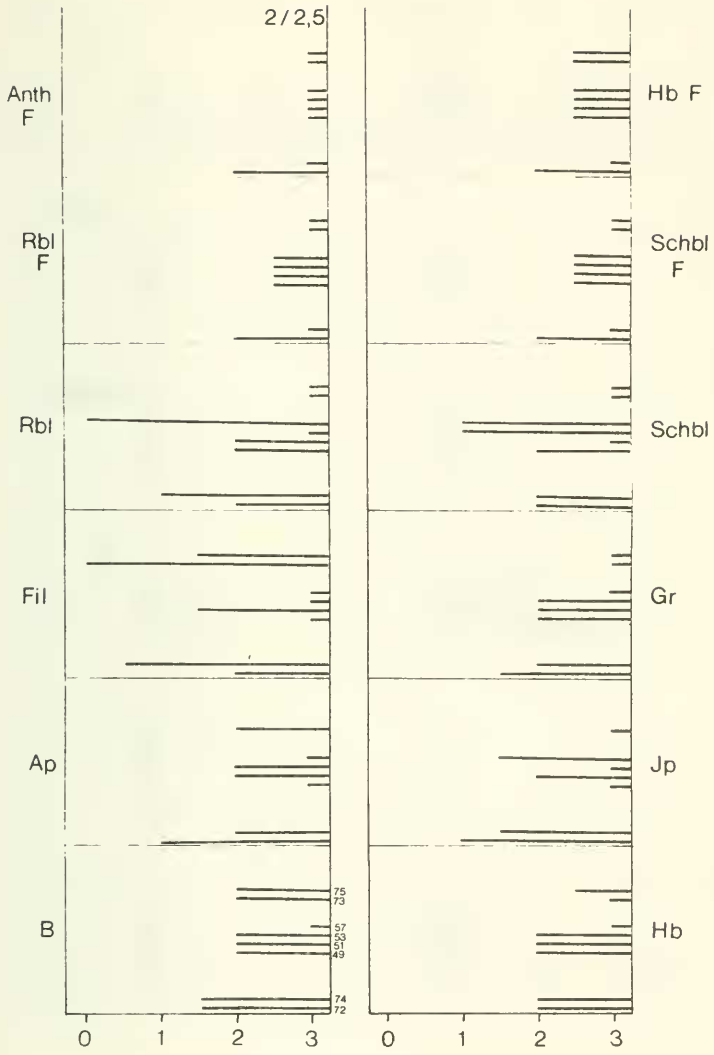
2) Merkmals-Liste

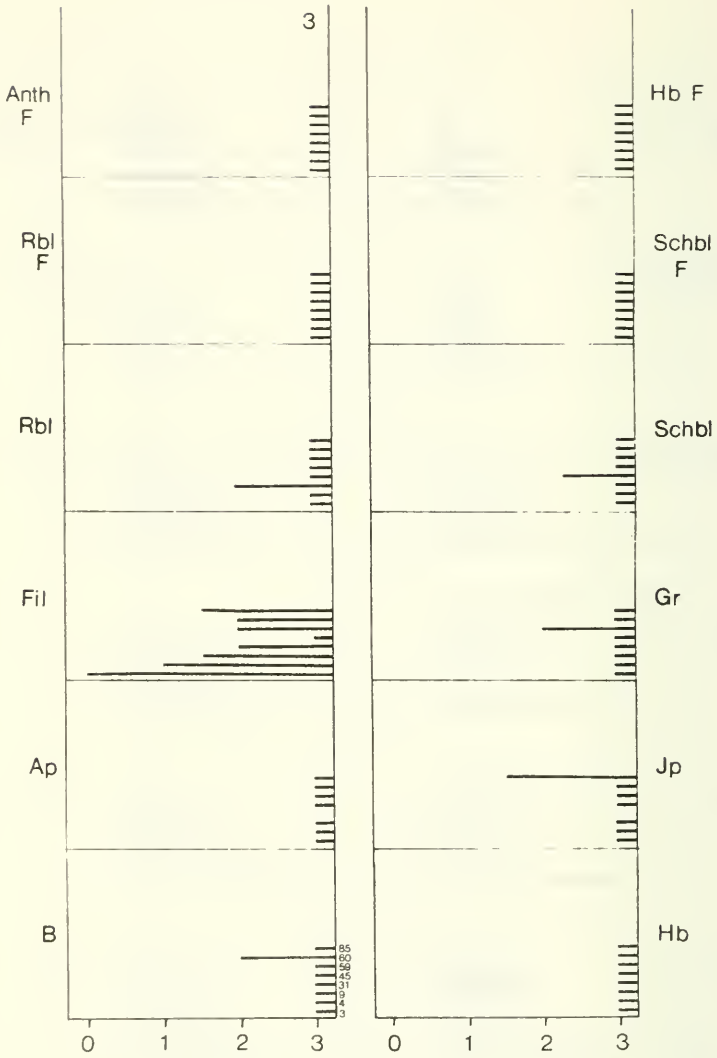

0
Anth F
Rbl F
Rbl
Fil
Ap
B
Hb F
Schbl F
Schbl
Gr
Jp
Hb
68
67
41
38
32
23
22
21
14
0
1
2
3
0
1
2
3


0.5
Anth F
Rbl F
Rbl
Fil
Ap
B
81
47
46
44
43
24
20
0
1
2
3
Hb F
Schbl F
Schbl
Gr
Jp
Hb
0
1
2
3


1,0
Anth F
Rbl F
Rbl
Fil
Ap
B
Hb F
Schbl F
Schbl
Gr
Jp
Hb
84
83
80
79
71
70
69
66
65
55
54
52
50
48
36
0
1
2
3
0
1
2
3


1,5
Anth F
Rbl F
Rbl
Fil
Ap
B
82
77
76
64
63
62
61
58
56
35
30
0
1
2
3
Hb F
Schbl F
Schbl
Gr
Jp
Hb
0
1
2
3


2/2,5
Anth F
Rbl F
Rbl
Fil
Ap
B
75
73
57
53
51
49
74
72
0
1
2
3
Hb F
Schbl F
Schbl
Gr
Jp
Hb
0
1
2
3


3
Anth F
Rbl F
Rbl
Fil
Ap
B
85
60
56
45
31
9
4
3
0
1
2
3
Hb F
Schbl F
Schbl
Gr
Jp
Hb
0
1
2
3

Liste der gewerteten Merkmale

Pfl.-Nr.	Blatt	Hb	Hb-F	Rbl	Rbl/Schbl	Rbl-F	Schbl	Schbl	Schbl-F	Anth-F	Fil n/mm	Fil L	Grif	Ap/Ach	Ap Z	Ip L	Ip B
E 3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	0	0	3	3	3	3	2
E 4	3	3	3	3	3	3	2	3	3	3	1	1	3	3	3	3	3
E 9	3	3	3	2	1	3	3	3	3	3	0	2	3	3	3	3	3
E 14	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	1	0
E 20	0	0	0	0	1	0	1	1,5	0	0	0	1	2	0	1	0	0
E 21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E 22	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
E 23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
E 24	0	1,5	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1,5	1	1	0	0
E 26	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
E 30	1,5	2	2	0	1	2	0	1	2	2	1	3	1	2	1	2	2
E 31	3	3	3	3	3	3	1	3	3	3	1	3	3	-	-	-	-
E 35	1,5	1	1,5	2	2	2	2	1	2	2	0	1	2	1	2	1,5	0
E 36	1,5	0	1	0	0	0	1,5	0	0	1	2	1	0	1	2	2	2
E 38	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
E 41	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
E 43	1	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	2	0	0	1	0	0
E 44	0	1	1	1	1	0	0	2	(1)	0	0	3	1	1,5	1	1	1
E 45	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
E 46	1	1	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0
E 47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	3
E 48	1	1	1,5	1	1	1	0	0	1,5	2	0	1	2	1,5	1	1,5	3
E 49	2	2	2,5	1	2	2,5	2	3	2,5	3	3	3	2	3	3	3	3
E 50	0	0	1,5	1	1	1	0	2	1	2	1	1	1	1	1	1	0
E 51	2	2	2,5	2	3	2,5	3	3	2,5	3	0	3	2	1,5	2	1,5	2
E 52	0	1	1	0	0	0	3	1,5	1	(0)	1	1	2	2	1,5	0	0
E 53	2	2	2,5	2	3	2,5	1	1	2,5	3	2	2	2	2	3	3	3
E 54	0	0	1,5	1	2	1	0	2	1	2	2	3	1	1	1	0	1
E 55	1	0	1	1	2	1	0	2	1	2	2	1	2	1	1	0	1
E 56	1	2	1,5	2	0	1,5	3	2	1,5	2	1	3	2	-	1,5	0	0
E 57	3	3	2,5	0	0	2,5	1	1	2,5	3	3	2	3	3	3	1,5	2
E 58	1	2	1,5	1	1	1,5	3	2	1,5	2	2	2	2	2	2	2	1
E 59	3	3	3	3	3	3	3	2	3	3	3	1	2	3	3	3	3
E 60	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	3	3	3	3	3	3

Pfl. - Nr.	Blatt	Hb	Hb-F	Rbl	Rbl/Schbl	Rbl-F	Schbl	Schbl	Schbl-F	Anth-F	Fil n/ mm	Fil L	Grif	Ap/Ach	Ap Z	Ip L	Ip B
E 61	1,5	1,5	1,5	3	1	1,5	1,5	2	1,5	2	0	0	1	3	2	2	1
E 62	1,5	1,5	2	3	2	1	0	1	1	2	1	2	1	1	2	0	0
E 63	1,5	2	2	3	2	0	2	2	1	1	1	2	2	1	1,5	-	-
E 64	1,5	2	1,5	2	1	1	0	1	1,5	2	2	3	2	2	2	2	1,5
E 65	1,5	2	1,5	2	2	0	1	1,5	0	0	2	2	1	1,5	2	2	1
E 66	0	1	2	2	2	0	0	1	0,5	2	2	2	1	2	2	2	1,5
E 67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
E 68	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
E 69	1	0	1,5	1	1	1	0	1,5	1	1	0	2	1	0	1,5	2	1
E 70	0	2	1	0	0	1,5	0	0	1,5	1	0	1	1	2	1	2	0
E 71	1	1	2	1	2	1	0	0	1	1	2	2	1	2	2	2	1,5
E 72	1,5	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	1	1,5	1,5	2	2	-
E 73	2	3	2,5	3	3	3	2	3	3	3	0	0	3	3	1,5	3	3
E 74	1,5	2	3	1	2	3	3	2	3	3	0	1	2	2	3	2	1
E 75	2	2,5	2,5	3	-	3	2	3	3	3	1,5	3	3	-	-	-	-
E 76	1	2	1	1	1	1,5	1	0	1,5	1,5	0	1	2	2	1,5	3	2
E 77	1	1,5	1,5	1	1	1,5	0	0	1,5	1,5	0	1	3	0	2	0	1,5
E 79	1,5	0	0	1	2	1,5	0	0	1,5	1,5	1	1,5	0	2	1	1	1,5
E 80	1,5	0	1,5	1	2	1,5	1	0	1,5	1,5	0	3	2	1,5	2	2	1,5
E 81	1	1	0	0	2	0	0	1	0	0	1	1	2	-	-	0	1
E 82	1,5	1	1	0	1	0	3	2	1,5	1,5	1	1	2	1	2	2	1,5
E 83	1	1	1	2	3	1	2	1,5	1	1	0	0	0	1	2	1,5	0
E 84	1,5	2	1,5	1	1	1,5	2	1	1,5	1,5	1	3	1	1,5	1,5	0	1
E 85	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	0	3	3	3	3	1	2